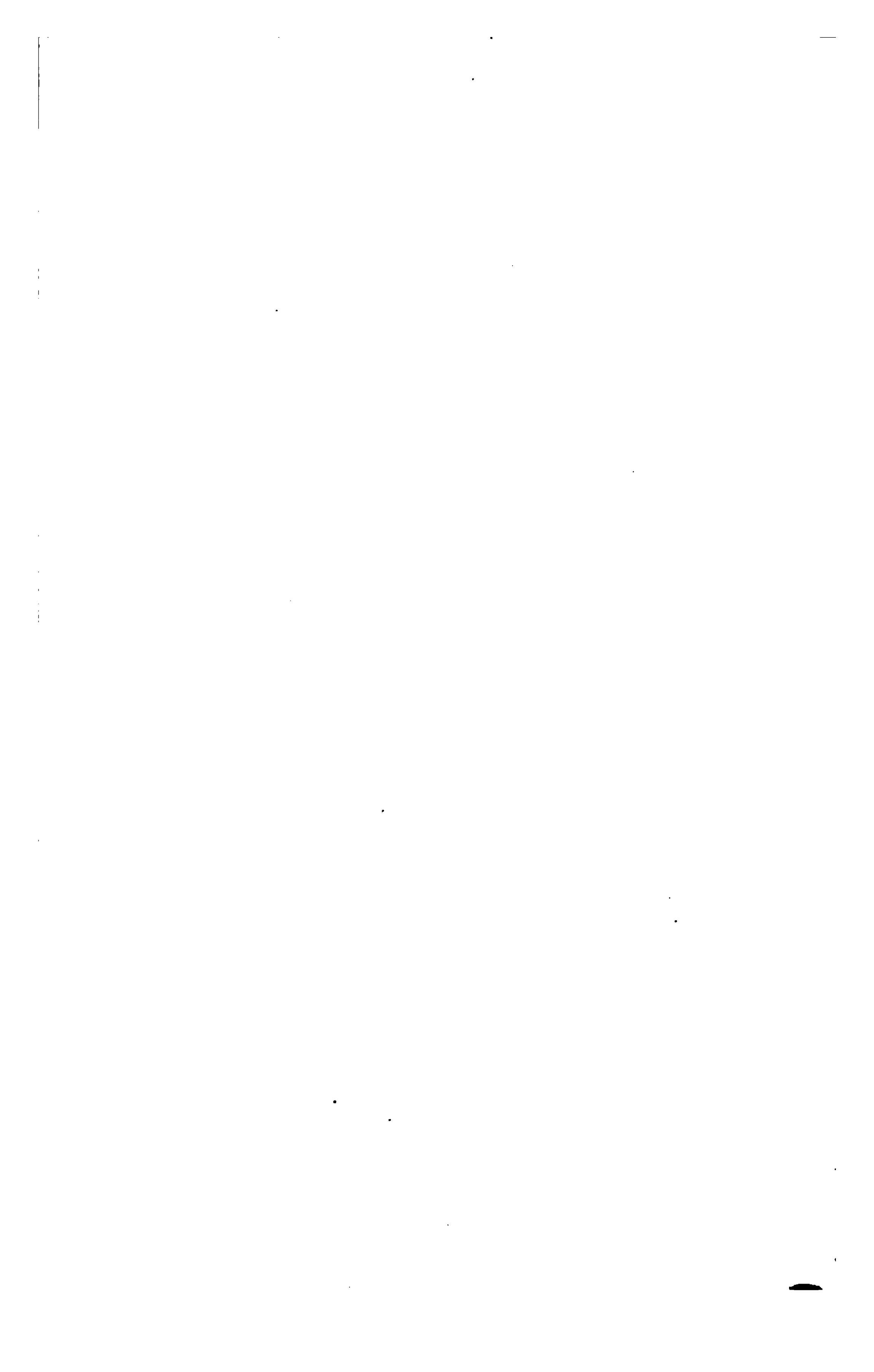
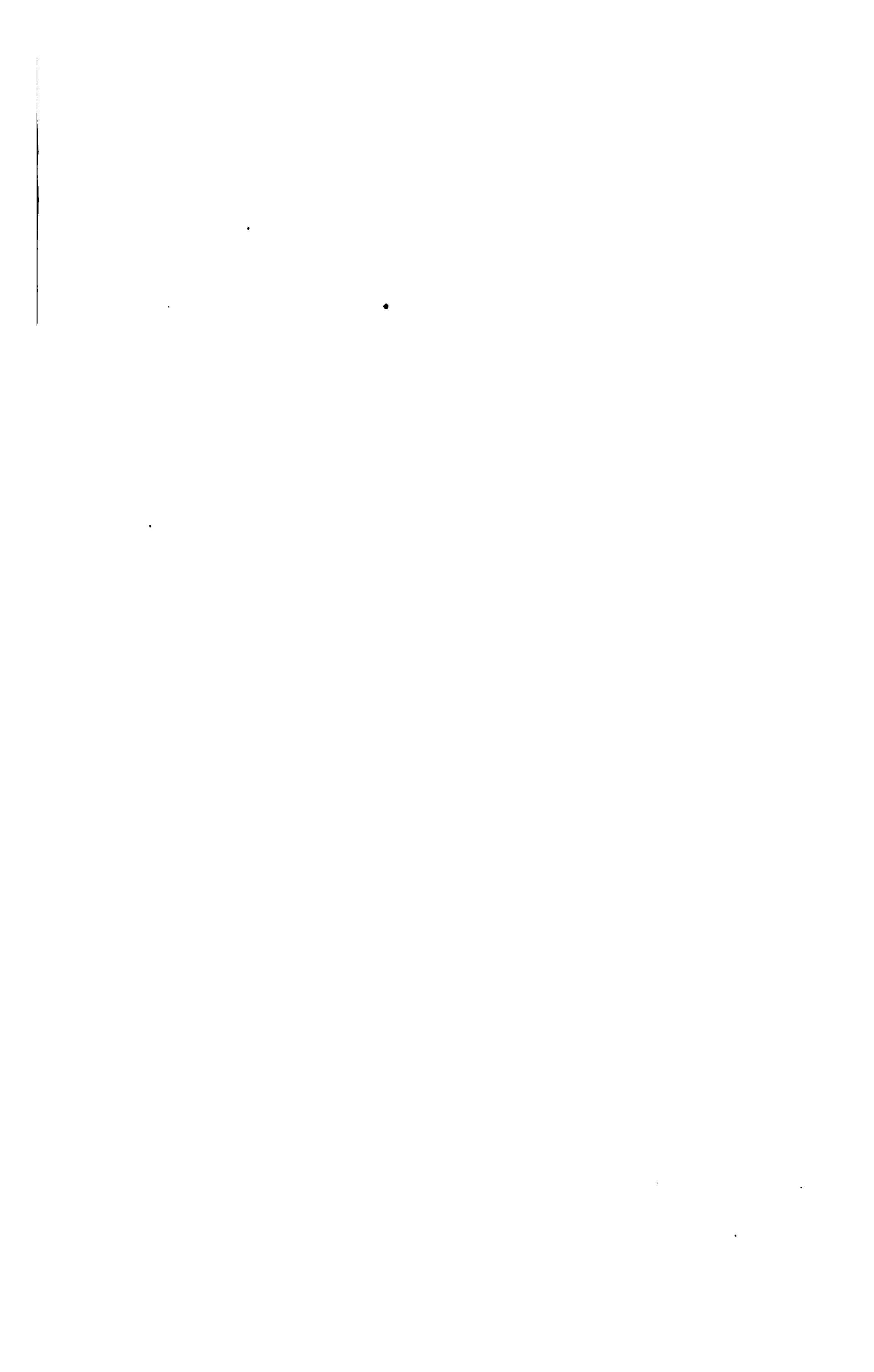








JOURNAL

DE

L'ANATOMIE

ET DE

LA PHYSIOLOGIE

NORMALES ET PATHOLOGIQUES

DE L'HOMME ET DES ANIMAUX

COULOMMIERS. — IMPRIMERIE PAUL BRODARD.

JOURNAL

DE

L'ANATOMIE

ET DE

LA PHYSIOLOGIE

NORMALES ET PATHOLOGIQUES

DE L'HOMME ET DES ANIMAUX

Fondé par CHARLES ROBIN (1864-1885)

Continué par GEORGES POUCHET (1885-1894)

PUBLIÉ PAR MATHIAS DUVAL

Membre de l'Académie de médecine, professeur à la Faculté de médecine

AVEC LE CONCOURS DE

MM. les Drs BEAUREGARD, TOURNEUX et RETTERER

TRENTE-DEUXIÈME ANNÉE

1896

Avec 20 planches hors texte et 51 figures dans le texte.

PARIS

ANCIENNE LIBRAIRIE GERMER BAILLIÈRE ET Cie

FÉLIX ALCAN, ÉDITEUR

108, BOULEVARD SAINT-GERMAIN, 108

1896

JOURNAL

DE

L'ANATOMIE

ET DE

LA PHYSIOLOGIE

NORMALES ET PATHOLOGIQUES

DE L'HOMME ET DES ANIMAUX

Fondé par **CHARLES ROBIN** (1864-1885)

Continué par **GEORGES POUCHET** (1885-1894)

PUBLIÉ PAR **MATHIAS DUVAL**

Membre de l'Académie de médecine, professeur à la Faculté de médecine

AVEC LE CONCOURS DE

MM. les Drs **BEAUREGARD, TOURNEUX** et **RETTERER.**

XXXIIe ANNÉE, 1896. — No 1. — JANVIER-FÉVRIER

PARIS

ANCIENNE LIBRAIRIE GERMER BAILLIÈRE ET Cie

FÉLIX ALCAN, ÉDITEUR

108, BOULEVARD SAINT-GERMAIN, 108

1896

JOURNAL
DE
L'ANATOMIE
ET DE
LA PHYSIOLOGIE
NORMALES ET PATHOLOGIQUES
DE L'HOMME ET DES ANIMAUX

RECHERCHES SUR LE
DÉVELOPPEMENT DU FOIE
DU TUBE DIGESTIF
DE L'ARRIÈRE-CAVITÉ DU PÉRITOINE ET DU MÉSENTÈRE

Par A. SWAEN
Professeur d'anatomie à l'Université de Liège.

(PLANCHES I, II et III.)

PREMIÈRE PARTIE

PREMIÈRES PHASES DE DÉVELOPPEMENT DU FOIE, DU TUBE DIGESTIF ET DU MÉSENTÈRE CHEZ LE LAPIN.

Quand parurent, dans le *Morphologisches Jahrbuch*, les travaux de Klaatsch sur la morphologie du mésentère, j'examinai les coupes de quelques embryons humains que je possédais dans ma collection et j'acquis bientôt la conviction que de nouvelles études sur le développement de ces organes étaient nécessaires pour résoudre les questions nouvelles suscitées par ces travaux. J'engageai mon préparateur, M. Brachet, à commencer ces études sur les embryons d'axolotl et de lapin.

M. Brachet a publié depuis lors dans les *Archives de biologie*, t. XIII, des *Recherches sur le développement de la cavité hépato-entérique de l'axolotl et de l'arrière-cavité du péritoine chez le lapin.*

Conduit par ce premier travail à s'occuper du foie, il vient de publier dans ce journal des *Recherches sur le développement du foie et du diaphragme chez le lapin* [1]. Poursuivant de mon côté des recherches semblables sur les embryons humains et ne parvenant pas à me procurer des séries assez complètes, j'ai été amené, pour résoudre certaines questions, pour comprendre certaines dispositions, à m'occuper moi-même du développement du foie du tube digestif et du mésentère chez le lapin. C'est cette première partie de mon travail que je publie actuellement. Je suis fatalement amené à répéter bon nombre d'observations de M. Brachet, parce que je dois les compléter et en préciser certains détails, dont, poursuivant un autre but que le mien, il ne pouvait connaître l'importance. Je dois encore le faire parce que je suis arrivé à certains résultats nouveaux sur le développement de l'appareil veineux du foie et que leur exposé est impossible si on n'y joint la description des parties dans lesquelles il se forme.

Que le lecteur veuille donc bien tenir compte des conditions dans lesquelles ce travail a été fait, pour excuser les répétitions inévitables qu'il y rencontrera.

Les embryons de lapin qui ont servi à cette étude ont été fixés dans la solution de sublimé additionnée d'acide acétique et débités en coupes transversales de 1/100 de millimètre d'épaisseur. Quelques-uns d'entre eux ont été reconstruits par la Plattenmodellirmethode de Born.

Embryons de 10 1/2 à 11 jours.

Il est inutile de répéter dans ce travail la description de l'embryon de neuf jours qu'a faite M. Brachet. Les embryons de 10 1/2 à 11 jours sont les plus jeunes qu'il soit nécessaire que nous étudiions. Ils présentent ceci de particulier que le degré de leur développement est assez variable et que sur les uns on trouve telles parties bien formées tandis que d'autres embryons du même âge présentent d'autres organes mieux développés qu'ils ne le sont chez les premiers. Il serait fastidieux et inutile d'en décrire plusieurs, et nous

1. *Journal de l'Anatomie et de la Physiologie*, 1895, N° 6.

avons pensé qu'il serait à la fois plus simple et plus intéressant de réunir en une description générale les résultats fournis par l'étude particulière de chacun d'eux.

Toute la partie antérieure du corps de ces embryons fait saillie dans la cavité du proamnios. Cependant l'insertion de ce dernier n'est pas encore arrivée à l'ombilic et une petite partie de la paroi péricardique inférieure est encore revêtue par l'hypoblaste (V. pl. I, fig. 5 et 9).

Le pourtour inférieur du proamnios s'insère sur cette paroi suivant une ligne courbe à concavité postérieure. En arrière d'elle, quand cette paroi inférieure du péricarde s'est continuée dans la postérieure, l'insertion du proamnios l'abandonne et se poursuit de chaque côté sur les arêtes inférieures et externes d'une masse pyramidale qui s'étend de cette paroi postérieure du péricarde à l'ombilic et constitue la paroi abdominale inférieure dans cette région (V. fig. 3, 4, 8).

Voyons comment cette paroi est constituée : La paroi péricardique postérieure fort réduite, de forme à peu près quadrilatère, se dirige vers le haut pour, après un certain trajet vertical, se continuer dans la paroi supérieure. Vers le bas, elle se continue insensiblement dans la paroi inférieure; vers le haut, au contraire, la face antérieure de cette paroi forme avec la face inférieure de la paroi péricardique supérieure un angle aigu ouvert en avant et en bas. La face antérieure de cette paroi postérieure du péricarde est libre et revêtue par l'épithélium cœlomique. Sa face postérieure, au contraire, n'est pas libre. Entre elle et l'ombilic s'est formée une masse considérable de tissu conjonctif qui, revêtue comme nous allons le voir sur ses faces, constitue la paroi abdominale inférieure.

Cette paroi a la forme d'une pyramide quadrangulaire à sommet tronqué postérieur répondant à l'ombilic.

Sa base se confond en avant avec la paroi postérieure et avec le bord postérieur de la paroi supérieure du péricarde ou septum transversum.

La face inférieure de cette pyramide se continue en avant dans la face inférieure de la paroi péricardique inférieure et est revêtue comme elle par l'hypoblaste. Sa face supérieure est revêtue par l'épithélium du cœlome et se continue en avant, sans ligne de démarcation aucune, dans la face supérieure du septum transversum.

Enfin ses faces latérales sont libres dans leurs parties inférieures seulement, leurs parties supérieures se continuant avec les parois latérales du corps. Ces parties libres prolongent vers le bas les faces externes de ces parois latérales et sont revêtues comme elles par l'épiblaste (V. fig. 3, 4, 5, 8, 9, *pai*, pl. I).

Suivant les arêtes externes et inférieures de la pyramide, l'épiblaste s'unit à l'hypoblaste pour constituer les proamnios. L'insertion de ce dernier se prolonge donc tout naturellement de la paroi péricardique inférieure dans les arêtes de la pyramide.

Toute cette masse pyramidale de tissu conjonctif provient évidemment, comme l'a déjà dit M. Brachet, de la mince couche de tissu conjonctif qui, sur l'embryon de neuf jours, sépare l'épithélium péricardique postérieur de l'hypoblaste circonscrivant le pourtour antérieur de l'ombilic.

Cette mince couche de tissu conjonctif et celui qui forme le bord postérieur du septum transversum, se sont développés entre ces deux épithéliums, les ont écartés l'un de l'autre et ont constitué la paroi pyramidale que nous venons de décrire.

Il faut bien remarquer que cette paroi est épaisse surtout en avant et que ses couches supérieures se continuent directement dans le septum transversum. Il en résulte que la face supérieure du septum transversum et la face supérieure de la paroi abdominale inférieure forment un plan continu presque parallèle à la paroi dorsale du cœlome et seulement un peu incliné en arrière et en bas. Ces deux faces présentent les mêmes rapports avec la cloison mésentérique dorso-ventrale.

La *cloison mésentérique*, dans toute cette région, du bord antérieur du septum transversum à l'ombilic, est tendue à travers le cœlome de la paroi dorsale du corps à la face supérieure du septum transversum et de la paroi abdominale inférieure. Elle forme ainsi une cloison médiane et sagittale qui renferme le tube digestif dans son épaisseur. Ce dernier la divise en trois parties : une supérieure, le mésentère dorsal, une inférieure, le mésentère ventral, et une moyenne dans laquelle il est contenu et qui lui forme un revêtement. Cette cloison mésentérique présente des modifications importantes dans différentes parties de son étendue.

Le *tube digestif* est représenté par un tube épithélial aplati latéralement, allongé de haut en bas, dont les dimensions varient dans les différentes parties de son trajet (V. fig. de la pl. I). Dans sa

portion antérieure et dans la postérieure il ne présente guère qu'une légère différence de calibre en faveur de la portion antérieure. Mais dans la partie intermédiaire de son trajet il s'allonge beaucoup dans le sens vertical parce qu'il se continue dans deux gouttières, l'une dorsale, l'autre ventrale, d'où émanent les bourgeons pancréatiques et hépatiques. Nous reviendrons plus tard sur ces productions quand nous aurons décrit le trajet des veines omphalo-mésentériques et que nous pourrons ainsi mieux préciser leur situation et leurs rapports.

Les *veines omphalo-mésentériques* pénètrent dans l'embryon par l'ombilic, avec le tube digestif qu'elles accompagnent. Au moment où elles entrent dans l'abdomen, elles communiquent entre elles par une large anastomose transversale qui contourne la face ventrale du tube intestinal (V. fig. 1, pl. I). Elles pénètrent ensuite avec ce dernier dans l'épaisseur de la cloison mésentérique, longeant les faces latérales droite et gauche du tube digestif et donnent ainsi une grande épaisseur à la portion moyenne du mésentère (V. fig. 2 et 8, pl. I).

Poursuivant leur trajet d'arrière en avant, elles arrivent ainsi, accolées au tube intestinal, au-dessus du septum transversum ou paroi péricardique supérieure.

Alors la gouttière hépatique du tube intestinal s'engage à travers le mésentère ventral jusque dans la couche supérieure du septum transversum, et les deux veines omphalo-mésentériques s'allongeant de haut en bas pénètrent de chaque côté dans le mésentère ventral. Elles se rapprochent ainsi peu à peu de la face dorsale du septum transversum et finissent par y engager leurs pourtours inférieurs (V. fig. 9, pl. I).

Tant qu'elles longent la gouttière hépatique, ces veines restent ainsi accolées à cette gouttière et au tube digestif, mais à mesure qu'elles vont s'avancer maintenant à la face dorsale du septum transversum, elles vont s'isoler de ces organes et un cul-de-sac du cœlome, un sillon de plus en plus profond pénètre de haut en bas entre les veines et le tube intestinal et s'engage ainsi entre eux jusqu'au mésentère ventral (V. fig. 3, 6, 9, pl. I). De cette façon les deux veines omphalo-mésentériques, complètement isolées du tube digestif et de la cloison mésentérique, ne sont plus unies, dans la partie antérieure de leur trajet, qu'à la face dorsale du septum transversum. Leur pourtour inférieur y est engagé et par tout le

restant de leur surface elles font saillie dans le cœlome à droite et à gauche du tube digestif et de la cloison mésentérique. La veine droite fait dans le cœlome une saillie plus considérable que celle du côté gauche, son calibre étant également plus fort (V. fig. 3, 4, 6, pl. I).

Enfin à leurs extrémités antérieures ces veines s'anastomosent de haut en bas avec les veines ombilicales. Or cette anastomose ne s'établit pas au même niveau du côté droit et du côté gauche, et, chose importante à noter, c'est du côté droit qu'elle s'établit d'abord, c'est-à-dire plus en arrière (V. fig. 4 et 5, pl. I).

Veines ombilicales. — Les deux veines ombilicales sont logées dans les parois latérales du corps, au voisinage de leur union à la paroi abdominale inférieure et aux bords latéraux du septum transversum. Le trajet des veines est un peu différend du côté droit et du côté gauche.

La *veine ombilicale droite*, volumineuse, longe le bord droit de la paroi abdominale inférieure et du septum transversum de telle façon que son pourtour interne se trouve engagé dans ces parois, s'y met en rapport avec les travées de tissu hépatique et est déjà pénétré par elles. Elle se dirige ainsi d'arrière en avant, et arrivée au voisinage de l'extrémité antérieure de la veine omphalo-mésentérique, elle s'engage plus profondément dans le septum au-dessous de cette veine et s'anastomose avec elle de façon à constituer l'origine du tronc droit du sinus veineux (V. fig. 3, 4, 5, pl. I).

La *veine ombilicale gauche* est souvent moins volumineuse que la droite et parcourt d'arrière en avant la paroi latérale du corps en restant assez écartée de la paroi abdominale inférieure et du bord gauche du septum transversum. Ce n'est qu'en approchant de l'extrémité antérieure de la veine omphalo-mésentérique qu'elle s'engage par son pourtour interne dans l'épaisseur du bord gauche du septum, puis seulement au moment où elle s'unit à cette veine elle y pénètre plus profondément, vient se placer au-dessous d'elle et enfin s'anastomose avec elle de bas en haut. De la sorte se constitue le tronc gauche du sinus veineux (V. fig. 3, 4, 5, pl. I).

Sinus veineux. — Pour comprendre la disposition du sinus veineux dans ces embryons, nous devons rapidement rappeler les modifications par lesquelles il a passé et ont passé toutes les veines y aboutissant.

Sur les plus jeunes embryons étudiés, de 9 jours 1/2, le sinus

veineux résulte de la réunion médiane de deux troncs veineux volumineux qui se dirigent d'arrière en avant et de dehors en dedans dans l'épaisseur du septum transversum, de chaque côté du tube digestif. Ce dernier est très allongé de haut en bas et engagé dans le septum par son pourtour inférieur, immédiatement en avant de l'ombilic. Au fur et à mesure que ces troncs veineux convergent l'un vers l'autre le pourtour inférieur du tube digestif semble se retirer d'entre eux. Le tube intestinal se raccourcit ainsi d'arrière en avant, et au moment où les deux troncs veineux se réunissent sur la ligne médiane, c'est à la face inférieure du tube digestif, fort raccourci dans le sens dorso-ventral, que cette union se produit et que le sinus veineux se constitue.

Ces deux troncs veineux naissent eux-mêmes de l'anastomose des veines ombilicales et omphalo-mésentériques. De chaque côté et au niveau de chacune de ces anastomoses, les veines ombilicales sont situées au-dessus des omphalo-mésentériques.

Chez ces embryons, le canal de Cuvier n'existe pas encore et la veine jugulaire antérieure seule aboutit de chaque côté à la face externe de l'extrémité antérieure de chacun des deux troncs veineux, au moment où ils se réunissent pour former le sinus.

Sur des embryons de 10 jours, les deux troncs veineux que nous venons de décrire se comportent de même, mais cette fois se dirigent d'arrière en avant de chaque côté de la gouttière hépatique du tube intestinal pour se réunir au devant d'elle à la face inférieure de ce dernier (V. fig. 10, pl. I). Mais les origines de ces troncs sont modifiées. Elles ont été reportées plus en arrière et, les parois latérales du corps s'étant allongées de haut en bas, les veines ombilicales viennent actuellement se placer en dehors des veines omphalo-mésentériques de telle sorte que leurs anastomoses se font de dehors en dedans.

De plus les canaux de Cuvier sont formés et prennent vis-à-vis du sinus veineux la place des veines jugulaires antérieures. Ils s'ouvrent de chaque côté dans la paroi externe de chacun des deux troncs veineux constituant le sinus, et cela à son extrémité antérieure.

Sur les embryons de 10 jours 1/2 à 11 jours, que nous étudions maintenant particulièrement, cette symétrie presque parfaite du sinus veineux et de ses deux troncs d'origine est assez altérée.

Toutes les veines qui y aboutissent ayant actuellement un calibre

beaucoup plus considérable qu'aux phases antérieures et cette différence de calibre se marquant surtout relativement à celui du sinus veineux, il en résulte que les embouchures de ces veines sont actuellement beaucoup plus rapprochées les unes des autres.

D'autre part la partie médiane du sinus s'est développée d'avant en arrière beaucoup plus que ses deux troncs d'origine, car actuellement le trajet oblique d'arrière en avant et de dehors en dedans de ces deux troncs ne se reconnaît plus guère.

Enfin, du côté droit, les veines qui y aboutissent et la moitié correspondante du sinus veineux sont plus développées que du côté gauche.

Voici quelle est pour le moment la conformation de ces différentes parties : et d'abord les parois latérales du corps ayant continué à croître, le mouvement de descente des veines ombilicales s'est encore accentué et au moment où elles s'anastomosent avec les veines omphalo-mésentériques, c'est au-dessous d'elles qu'elles viennent se placer (V. fig. 3, 4, 5, pl. I).

La moitié gauche du sinus veineux est un large canal transversal occupant le bord antérieur du septum transversum. Au voisinage de la paroi latérale du corps, il se continue en haut et en dehors dans le canal de Cuvier, et sur sa paroi postérieure, immédiatement au-dessous du canal de Cuvier, viennent s'aboucher la veine omphalo-mésentérique et la veine ombilicale, la première au-dessus de l'autre (V. fig. 5, pl. I).

La moitié droite du sinus est plus considérable, plus allongée dans le sens antéro-postérieur, elle occupe toute l'épaisseur du septum transversum et fait une saillie beaucoup plus marquée dans le cœlome à la face dorsale du septum, à droite de la cloison mésentérique (V. fig. 4 et 5, pl. I). Cette moitié droite se continue aussi en dehors et en haut dans le canal de Cuvier droit, mais elle se prolonge en arrière pour se diviser bientôt, il est vrai, en un tronc supérieur, la veine omphalo-mésentérique, et un inférieur, la veine ombilicale. Cette moitié droite du sinus étant plus allongée d'avant en arrière, les différentes embouchures de ces veines sont plus distinctes et l'on retrouve mieux les traces des dispositions primitives (V. fig. 3, 4, 5, pl. I).

De cette longue description il résulte que dans les derniers embryons on peut assez bien, par la pensée, diviser le sinus veineux en deux parties : une antérieure qui se continue de chaque côté

dans les canaux de Cuvier et une postérieure se continuant de chaque côté dans les veines ombilicale et omphalo-mésentérique. La première occupe le bord antérieur du septum transversum et n'est nullement en rapport avec les travées du tissu hépatique. La postérieure, sur la ligne médiane, est en rapport directement en arrière avec l'extrémité antérieure de la gouttière hépatique et de chaque côté est longée par les travées épithéliales du foie.

Gouttière pancréatique, gouttière hépatique et foie.

C'est, comme nous venons de le voir, au niveau de la partie postérieure du septum transversum, là où les veines omphalo-mésentériques sont accolées aux faces latérales du tube digestif, que ce dernier s'allonge dans le sens vertical et se continue vers le haut dans la gouttière du pancréas dorsal, vers le bas dans la gouttière hépatique [1].

Ces deux gouttières ont à peu près la même longueur, de 12 à 14 centièmes de millimètre, et se trouvent en regard l'une de l'autre. La gouttière pancréatique se trouve cependant souvent un peu en arrière de l'inférieure (V. fig. 9, pl. I). M. Brachet ayant l'intention d'étudier le développement du pancréas et des canaux biliaires, nous ne nous occuperons de ces gouttières que très incomplètement et nous n'en dirons que ce qui sera indispensable à la compréhension du sujet qui nous occupe. La gouttière inférieure s'engage profondément vers le bas au travers du mésentère ventral, jusque dans les couches supérieures du septum transversum. En avant et en arrière elle se continue dans deux tubes épithéliaux, les bourgeons hépatiques antérieur et postérieur, et déjà quantité de travées épithéliales s'engagent en se ramifiant dans le tissu conjonctif du septum transversum et de la paroi abdominale inférieure. Mais le bourgeon ou tube postérieur suit un trajet assez long et se dirige en arrière le long de la face dorsale du septum transversum, puis de la paroi abdominale inférieure, dans laquelle il se termine à une distance variable de l'ombilic.

Dans ce trajet il reste tout à fait sur la ligne médiane, très superficiellement placé immédiatement au-dessous du bord inférieur du mésentère ventral. Il longe l'insertion de ce dernier et est logé

1. Le nom de pancréatico-hépatique serait plus exact mais trop long.

dans son épanouissement inférieur. Tout autour de lui en effet le tissu conjonctif du septum transversum et de la paroi abdominale n'est pas envahi par le tissu hépatique et lui forme une gaine qui se continue dans le tissu conjonctif du mésentère ventral. Ce tube épithélial est l'origine de la vésicule biliaire et du canal cystique, et le rapport qu'il présente avec l'insertion inférieure du mésentère ventral est très important à noter (V. fig. 8, pl. I). Dans la suite de cette étude nous le désignerons toujours sous le nom de *tube cystique*.

Nous avons parlé jusqu'à présent du septum transversum et de la paroi abdominale inférieure comme si ces organes étaient exclusivement formés par le tissu conjonctif et par les troncs veineux qui le parcourent. En réalité le tissu épithélial émanant d'une partie de la gouttière hépatique a envahi le tissu conjonctif du septum transversum et de la paroi abdominale inférieure, et s'y est étendu partout jusque le long des parois vasculaires. C'est ainsi que les travées hépatiques longent, du côté droit, la paroi interne de la veine ombilicale, la paroi inférieure de la veine omphalo-mésentérique et s'insinuent aussi entre cette dernière et la paroi supérieure de la veine ombilicale.

Du côté gauche, elles ne longent que dans une très petite étendue la paroi interne de la veine ombilicale au moment où elle pénètre dans le septum transversum, mais elles suivent la paroi inférieure de la veine omphalo-mésentérique, et enfin dans la zone médiane elles longent la paroi postérieure du sinus veineux. Par places le tissu hépatique pénètre déjà dans les cavités de ces vaisseaux et les capillaires parcourant le tissu de foie viennent déboucher à leur intérieur.

Toute cette partie de foie que nous venons de décrire, qui occupe le septum transversum et la paroi abdominale inférieure, constitue un lobe qui se distinguera de plus en plus pendant le développement de l'organe, lobe auquel M. Brachet a donné le nom de ventral ou médian; nous le lui conserverons (V. fig. 3, 4, 5, 8, 9, FM).

D'autre part, le long des veines omphalo-mésentériques engagées dans le mésentère ou saillantes à la face dorsale du septum transversum, le tissu hépatique se développe également (V. fig. 6, 7, 9, FL, et FL'). Longeant leur pourtour inférieur dans le septum, il remonte au-dessus de lui le long des parois externes de ces veines et de la sorte s'ébauchent deux lobes hépatiques exclusivement développés le long des veines omphalo-mésentériques. Ces deux

lobes bien étudiés par M. Brachet ont été décrits par lui sous le nom de lobes latéraux droit et gauche. Nous leur conserverons aussi ce nom en faisant remarquer qu'ils se continuent tout naturellement avec le tissu hépatique longeant la face ventrale de ces veines et par conséquent avec la face dorsale de lobe médian.

Nous devons entrer dans quelques détails sur la situation et les rapports de chacun de ces lobes.

Du côté gauche, le tissu hépatique ne se développe le long des parois latérales de la veine omphalo-mésentérique que dans la partie antérieure de son trajet, où elle est isolée du tube intestinal et du mésentère ventral. Les travées épithéliales longent ses parois internes et externes jusqu'à son extrémité antérieure et pénètrent même par places dans la cavité veineuse de façon à en réduire le calibre (V. fig. 6 et 7).

Du côté droit, au contraire, l'extrémité antérieure de la veine omphalo-mésentérique reste libre de tout tissu hépatique. Quelques travées épithéliales se développent bien le long des parois internes et externes de la veine isolée du tube digestif, mais elles longent surtout le vaisseau dans son trajet intra-mésentérique. Toute la partie postérieure du lobe droit est ainsi logée dans l'épaisseur du mésentère à droite du tube intestinal et de sa gouttière hépatique. Elle y est développée le long de la paroi externe de la veine et donne ainsi une grande épaisseur à la partie inférieure de la cloison mésentérique et particulièrement à sa portion ventrale (V. fig. 9).

De cette description il résulte :

Que le *lobe latéral gauche* est plus saillant en avant que le droit et développé autour de l'extrémité antérieure ou partie extra-mésentérique de la veine;

Que le *lobe latéral droit* est au contraire plus saillant en arrière et particulièrement développé le long du trajet intra-mésentérique de la veine.

Tous deux, par leurs faces inférieures, se continuent dans la face dorsale du lobe médian.

Connaissant actuellement dans ses détails la disposition des troncs veineux, des lobes hépatiques et du tube digestif, nous pouvons reprendre l'étude de la cloison mésentérique et déterminer avec précision les modifications qu'elle présente dans son trajet depuis l'ombilic jusqu'au bord antérieur du septum transversum.

Cloison mésentérique. — Cette cloison se trouve nettement divisée

en 3 régions par la partie du tube intestinal qui se prolonge vers le bas dans la gouttière hépatique, vers le haut de la gouttière pancréatique. Cette région particulièrement caractérisée par la présence de la *gouttière hépatique* se reconnaît toujours pendant toute la durée du développement de l'organisme et établit ainsi un mode de division que nous retrouverons aux différents stades que nous aurons à étudier. En arrière de cette région *moyenne*, la cloison mésentérique présente une disposition assez simple. En avant d'elle, se forme dans cette cloison le cul-de-sac du cœlome décrit par Brachet[1] sous le nom de cavité hépato-entérique. Nous allons passer en revue ces différentes régions :

Dans la *région postérieure*, la cloison mésentérique contient dans sa partie moyenne le tube digestif et les deux veines omphalo-mésentériques. Elle est assez étendue dans le sens dorso-ventral et le tube digestif y a des dimensions peu considérables. Aussi les trois parties de la cloison sont-elles bien distinctes. La partie dorsale ou mésentère dorsal est assez épaisse et se continue insensiblement dans la partie moyenne notablement épaissie par la présence du tube intestinal et des deux veines omphalo-mésentériques accolées à ses faces latérales.

La partie inférieure ou mésentère ventral est au contraire assez amincie, s'insère à la face dorsale du lobe médian et contient le long de cette insertion le tube cystique du foie. Au niveau de l'ombilic, cette portion inférieure de la cloison s'arrête et présente un bord libre postérieur (V. fig. 8, pl. I).

Plus en avant, au niveau de la partie postérieure du septum transversum (c'est-à-dire en arrière du sinus veineux), se présente cette *région moyenne* de la cloison mésentérique dont nous avons parlé, il n'y a qu'un moment (V. fig. 9, pl. I).

La gouttière hépatique pénètre avec le pourtour inférieur des deux veines omphalo-mésentériques dans le mésentère ventral, tandis que la gouttière pancréatique s'engage dans le mésentère dorsal. De là un épaississement notable de la cloison mésentérique dans presque toute son étendue dorso-ventrale. Le mésentère dorsal, la portion moyenne de la cloison et surtout le mésentère ventral deviennent beaucoup plus épais et ce dernier s'insère largement à la face

1. A. Brachet, Recherches sur le développement de la cavité hépato-entérique de l'axolotl et de l'arrière-cavité du péritoine chez le lapin, *Archives de Biologie*, t. XIII.

dorsale du lobe médian du foie. Cet épaississement est encore augmenté à droite par la présence dans la cloison mésentérique de l'extrémité postérieure du lobe latéral droit du foie, qui y longe la face externe de la veine omphalo-mésentérique (V. fig. 9).

Plus en avant encore, dans la *région antérieure de la cloison*, se forme la cavité hépato-entérique. Dans cette région, immédiatement en avant des gouttières pancréatique et hépatique, le tube digestif diminue brusquement d'étendue dans le sens dorso-ventral, puis plus en avant il s'allonge progressivement et pénètre ainsi de plus en plus dans la portion supérieure de la cloison. De là une réduction notable du mésentère dorsal. D'autre part, la cloison mésentérique entière est moins étendue dans le sens dorso-ventral (v. fig. 3, 4, 5, 6, 7, pl. I).

De ces conditions il résulte que la cloison mésentérique est dans la plus grande partie de son étendue dorso-ventrale occupée par le tube digestif. Le mésentère dorsal et le ventral sont très réduits et conservent ainsi une épaisseur notable. A l'extrémité postérieure de cette région, le mésentère ventral est cependant assez mince parce que les deux veines omphalo-mésentériques et le lobe latéral droit du foie se séparent à ce niveau brusquement de la cloison mésentérique et la réduisent ainsi notablement dans ses dimensions transversales. Le mésentère ventral ainsi aminci ne reprend, qu'après un certain trajet, une épaisseur plus grande.

La portion moyenne du mésentère et le mésentère dorsal sont au contraire épais et ce dernier s'insère largement à la paroi dorsale du corps.

C'est dans la partie droite de cette cloison ainsi conformée que pénètre le cul-de-sac cœlomique décrit par différents anatomistes et dont M. Brachet a étudié le développement (*loc. cit.*).

Certains détails de cette évolution, détails assez importants comme nous le verrons plus tard, n'ayant pas attiré l'attention, nous pensons qu'il est indispensable de revenir d'une façon complète sur cette formation.

La cavité hépato-entérique à son extrémité postérieure est représentée par un simple cul-de-sac transversal que pousse dans le *mésentère dorsal* l'épithélium qui revêt la face latérale droite de ce dernier. Dans cette zone, immédiatement en avant de la gouttière pancréatique, l'épithélium du mésentère devient plus épais, prismatique et pousse dans le mésentère dorsal un cul-de-sac arrondi

qui s'y engage de droite à gauche et s'ouvre ainsi largement dans la moitié droite du cœlome (V. fig. 1, 2, 6, pl. I).

Si l'on suit ce cul-de-sac d'arrière en avant, on le voit se modifier peu à peu, s'ouvrir d'abord en dehors, puis en dehors et en bas et enfin se continuer dans une gouttière antéro-postérieure engagée de bas en haut et de dehors en dedans dans la *portion moyenne* de la cloison mésentérique le long de la face latérale droite du tube digestif, jusqu'à l'extrémité inférieure du mésentère dorsal. Cette gouttière isole ainsi, de la cloison mésentérique, une crête longitudinale assez épaisse, à bord inférieur libre, mais dont le bord supérieur se confond en dedans avec le mésentère dorsal et va avec lui s'insérer à la paroi dorsale du corps (V. fig. 3 et 7, pl. I).

Cette crête antéro-postérieure s'efface en arrière, devient au contraire de plus en plus saillante en avant et se continue dans le méso-latéral. C'est à elle que M. Brachet a donné le nom de prolongement caudal du méso-latéral. Nous lui garderons cette dénomination. Si l'on suit en effet cette gouttière de l'épithélium cœlomique en avant, on la voit se continuer dans une fente dorso-ventrale qui pénètre d'arrière en avant dans la cloison mésentérique le long du tube digestif et s'y termine en cul-de-sac après un certain trajet, en dedans de l'aile pulmonaire droite (V. fig. 4 et 5, pl. I).

Au niveau de cette fente la cavité hépato-entérique est complète; elle occupe l'épaisseur de la cloison mésentérique le long de la face latérale droite du tube digestif et s'avance vers le bas jusque dans le mésentère ventral. Elle divise ainsi cette cloison en deux feuillets : un feuillet droit, le *méso-latéral*, et un gauche, la *cloison mésentérique proprement dite*.

Ces deux feuillets se continuent entre eux dans le mésentère dorsal et le long de l'insertion ventrale de la cloison à la face supérieure du sinus veineux. Ils se continuent encore entre eux à l'extrémité antérieure aveugle de la cavité.

Le méso-latéral, qui forme la paroi latérale droite de cette cavité, présente un bord postérieur libre, concave en arrière, qui, à ses deux extrémités, la dorsale et la ventrale, se continue dans deux prolongements. Le prolongement dorsal constitue la crête déjà décrite par M. Brachet sous le nom de prolongement caudal du méso-latéral. Il n'y a pas lieu en effet de la distinguer longtemps de la crête ou prolongement caudal et ventral. Ce dernier est très peu développé, formé par le prolongement du bord inférieur du méso

et se présente sous la forme d'une petite crête très courte insérée sur la paroi dorsale du sinus veineux, immédiatement à droite du mésentère ventral, en dedans de la saillie considérable que forme la partie droite du sinus veineux à la face dorsale du septum transversum (V. fig. 7, pl. I). Sur des embryons plus âgés, cette dernière saillie s'accentue encore et le prolongement ventral du méso y passe tout entier et ne s'en distingue plus. Il faut ajouter encore que le bord postérieur du méso-latéral s'avance plus ou moins loin en arrière au-dessus du sinus veineux et qu'il en est de même de l'extrémité postérieure de son prolongement caudal. Le plus souvent, ce dernier arrive jusqu'au-dessus de la saillie que forme la veine omphalo-mésentérique droite à la face dorsale du septum transversum.

En parcourant les planches annexées à ce travail, on remarquera certaines différences dans les rapports des parties que nous venons d'étudier. Cela vient de ce que ces figures sont prises sur des embryons différents et que la situation de ces organes se modifie rapidement à cet âge, par suite surtout de l'allongement et des changements de calibre du tube intestinal.

L'observation d'embryons plus jeunes le démontre à l'évidence.

Sur un embryon de dix jours, la première apparence de cavité hépato-entérique se montre en effet le long du tube digestif dans la région de la gouttière hépatique. Chez ce dernier embryon, le tube digestif très développé dans le sens dorso-ventral occupe, avec sa gouttière hépatique inférieure, la cloison mésentérique dans toute sa hauteur et pénètre dans le septum transversum (V. fig. 10, pl. I).

Deux culs-de-sac épithéliaux s'engagent dans l'épaisseur de la cloison à droite et à gauche du tube intestinal. Le droit est cependant plus développé que le gauche et se continue en avant dans une gouttière très courte.

Or chez cet embryon il n'y a encore ni mésentère dorsal, ni mésentère ventral. Ils n'apparaîtront que lorsque les gouttières pancréatique et hépatique se limiteront et s'isoleront du tube intestinal et quand en avant de ces gouttières le tube digestif diminuera de hauteur. Mais en même temps ce tube intestinal croîtra en longueur, les gouttières hépatique et pancréatique seront reportées en arrière et le cul-de-sac cœlomique en apparence reporté en avant ne pénétrera dans le mésentère qu'en avant des gouttières pancréatique et hépatique et dans le mésentère dorsal.

Cette observation démontre à l'évidence quelle influence a sur les

rapports des différentes parties de la cavité hépato-entérique le développement plus ou moins avancé du tube intestinal. Elle est intéressante encore par ce fait qu'il y a en réalité sur l'embryon de dix jours deux culs-de-sac cœlomiques, un droit et un gauche. Normalement celui du côté droit seul continue à se développer, mais exceptionnellement on peut aussi constater que celui du côté gauche poursuit également son évolution.

Pour apprécier l'intérêt de la présence de deux culs-de-sac cœlomiques dans le mésentère de ce jeune embryon, il suffit de rappeler l'évolution de ces culs-de-sac chez les batraciens urodèles, chez les oiseaux et chez les reptiles.

Pour faciliter l'étude ultérieure de ces différents organes, nous allons, dans un tableau, résumer en quelques mots leur situation et leurs rapports au niveau des différentes régions de la cloison mésentérique.

Au niveau de la *région postérieure* (*zone A*), fig. 8. Tube digestif avec veines omphalo-mésentériques accolées à ses faces latérales; logés tous trois dans la portion moyenne de la cloison mésentérique. Portion dorsale du mésentère assez épaisse.

Partie moyenne fort épaissie.

Partie inférieure plus mince, le tube cystique est logé dans son bord inférieur.

Quelques travées hépatiques du lobe médian dans la paroi abdominale inférieure.

Région moyenne (*zone B*), fig. 9. — Gouttière pancréatique dans mésentère dorsal. Gouttière hépatique dans mésentère ventral. A droite du tube digestif et de la gouttière hépatique, veine omphalo-mésentérique droite et extrémité postérieure du lobe latéral droit du foie engagées dans la portion moyenne de la cloison et dans le mésentère ventral.

A gauche, veine omphalo-mésentérique gauche. Comme conséquence, grande épaisseur de toute la cloison mésentérique et surtout mésentère ventral s'insérant largement à la face dorsale du lobe médian du foie. Lobe médian du foie dans le septum transversum longé par les veines ombilicales.

Région antérieure peut être subdivisée en trois zones correspondant aux trois parties de la cavité hépato-entérique.

Dans la postérieure, *zone C*, fig. 1, 2, 6, pl. I. — La cloison mésentérique contient le tube digestif seul dans son épaisseur et dans la

portion moyenne de son étendue dorso-ventrale. Mésentère dorsal épais. Le mésentère ventral aminci, inséré sur la face dorsale du obe médian du foie.

Cul-de-sac cœlomique postérieur de la cavité hépato-entérique engagé dans le mésentère dorsal.

La veine omphalo-mésentérique gauche et la veine omphalo-mésentérique droite, avec le lobe latéral du foie qui l'entoure, se séparent du tube digestif et du mésentère ventral. Le long de la veine gauche apparaît le lobe latéral gauche. Les deux lobes latéraux font saillie dans le cœlome à la face dorsale du lobe médian de chaque côté de la cloison mésentérique.

Dans une partie plus antérieure de cette région, *zone D* (fig. 3 et 7), cavité hépato-entérique sous forme de *gouttière* dans la portion moyenne de la cloison mésentérique.

Prolongement caudal du méso-latéral. En regard de ce prolongement, saillie de la veine omphalo-mésentérique droite et du lobe droit du foie.

A gauche, saillie du lobe gauche.

Enfin tout à fait en avant, *zone E*, cavité hépato-entérique complète sous forme de fente verticale dans la cloison mésentérique. Méso-latéral et cloison mésentérique proprement dite.

Avant d'aborder l'étude d'embryons plus âgés, nous devons revenir sur quelques détails que présente le réseau capillaire du foie dans une région très limitée de cet organe entre la paroi postérieure du sinus veineux et l'extrémité antérieure de la gouttière hépatique. Cette dernière se prolonge en avant dans un bourgeon hépatique antérieur qui, après un très court trajet au voisinage de la paroi postérieure du sinus veineux, se continue dans quelques travées épithéliales. Or entre le sinus veineux en avant, le bord inférieur du tube digestif en haut, le bourgeon hépatique en bas et l'extrémité antérieure de la gouttière hépatique en arrière, se trouve une traînée de tissu conjonctif qui prolonge vers le bas le mésentère ventral et ne contient que quelques rares travées hépatiques, en avant, immédiatement le long de la paroi postérieure du sinus veineux. Le mésentère ventral se continue dans ce tissu conjonctif sur la ligne médiane et se continue latéralement dans le revêtement de la face dorsale du foie. Or un réseau capillaire très riche parcourt ce tissu conjonctif et le mésentère ventral. Il communique avec le sinus veineux, avec le réseau capillaire du lobe médian,

avec celui des parois du tube digestif et enfin, de chaque côté, le long de la face dorsale du foie, il s'étend jusqu'aux veines omphalo-mésentériques droite et gauche. Ainsi s'établit une anastomose capillaire ventrale et antérieure entre ces veines. C'est la seule trace de l'anastomose veineuse ventrale et supérieure que His a décrite sur les embryons humains. Sur les embryons de lapin nous n'avons trouvé que ces anastomoses capillaires.

Embryons de 11 jours 1/2 à 12 jours.

Sur ces embryons le sinus veineux, les deux troncs qui le constituent par leur réunion se sont modifiés. Les veines omphalo-mésentériques, les ombilicales ont subi des changements importants. Toutes ces modifications ayant une grande influence sur le développement du foie et sur les rapports du tube digestif et de la cloison mésentérique, c'est par elles que nous commencerons cette étude.

Les transformations de tout ce système veineux sont dues, en premier lieu, aux modifications produites dans la circulation des veines omphalo-mésentériques, en second lieu à la division du sinus veineux en une partie antérieure libre et une postérieure intra-hépatique, enfin en troisième lieu au développement du foie autour des veines et à l'intérieur de leurs cavités.

Veines omphalo-mésentériques. — Sur les embryons plus jeunes de 10 jours 1/2 à 11 jours nous avons vu qu'une anastomose importante réunissait ces veines à leur entrée dans l'embryon en passant au-dessous du tube digestif.

Immédiatement en arrière de la gouttière pancréatique et du pancréas dorsal une seconde anastomose transversale se forme entre ces deux veines et les réunit en passant dans le mésentère dorsal au-dessus du tube digestif. De la sorte se constitue l'anneau veineux péri-intestinal bien connu (V. fig. 17, pl. II).

Cet anneau divise chaque veine omphalo-mésentérique en trois parties : une postérieure à l'anneau, une antérieure à cet anneau et une partie moyenne, comprise entre les deux anastomoses, à laquelle nous donnerons le nom de portion annulaire.

Or sur les embryons de 11 jours 1/2 à 12 jours des modifications très importantes se sont déjà produites dans les trois portions de ces veines.

La partie antérieure de la veine omphalo-mésentérique droite est fort développée (V. fig. 15, 16, 17, pl. II).

La partie antérieure de la gauche est réduite et en voie d'atrophie (V. fig. 15 et 16).

La partie annulaire de la veine droite est atrophiée.

La partie correspondante de la veine gauche est bien développée.

Enfin l'anastomose postérieure et inférieure de l'anneau veineux s'est allongée d'avant en arrière le long de la face inférieure du tube intestinal, dans l'épaisseur de son enveloppe péritonéale, et constitue un canal veineux d'un calibre égal à celui de la veine qui lui fait suite en avant (portion annulaire de la veine gauche). A son extrémité postérieure, ce canal se divise en deux branches qui ne sont rien autres que les portions postérieures des deux veines omphalo-mésentériques, ces veines se réunissent maintenant en ce tronc inférieur au moment où elles pénètrent dans l'embryon par l'ombilic (V. fig. 18, pl. II).

Il résulte de cette description que le sang des veines omphalo-mésentériques aboutit en avant de l'ombilic à un tronc veineux médian qui longe la face inférieure du tube intestinal (anastomose ventrale allongée), passe ensuite le long de la face latérale gauche du tube digestif dans la portion annulaire de la veine gauche, et parcourt ensuite en grande quantité l'anastomose dorsale pour aboutir à la partie antérieure de la veine droite (V. fig. 17). Une petite partie seulement de ce sang s'engage encore dans la portion antérieure réduite de la veine omphalo-mésentérique gauche.

Suivons maintenant la portion antérieure de ces veines dans leur trajet ultérieur en avant. Immédiatement en avant de l'anastomose dorsale de l'anneau veineux, les deux veines passent le long du tube digestif dans la cloison mésentérique. Leur situation et leur trajet sont tout différents du côté droit et du gauche.

La *veine omphalo-mésentérique droite* est d'un calibre considérable, elle s'engage à droite du tube digestif et des canaux biliaires (qui ont pris la place de la gouttière hépatique), dans la cloison mésentérique. Elle y est logée, le long de la face latérale droite du tube digestif, dans la partie moyenne du mésentère, le long des canaux hépatiques, dans le mésentère ventral. De plus le long de sa face externe se prolonge, également dans la cloison mésentérique, l'extrémité postérieure du lobe latéral droit du foie qui s'est notablement développé (V. fig. 15, 16, pl. II).

Arrivée en avant de cette région moyenne du mésentère qui contient les canaux biliaires, la veine omphalo-mésentérique, avec le lobe du foie qui l'accompagne, se sépare brusquement du tube intestinal et communique largement en dedans et un peu en bas avec la veine ombilicale gauche. De la sorte se constitue dans le foie le sinus veineux intra-hépatique que nous étudierons plus tard (V. fig. 14 et 13, pl. II).

La *veine omphalo-mésentérique gauche* d'un calibre bien inférieur à la droite longe comme cette dernière le tube digestif dans l'épaisseur de la cloison mésentérique. Elle se trouve là logée dans le revêtement latéral gauche du tube intestinal et parcourt la région moyenne du mésentère, sans que la moindre travée de tissu hépatique se développe le long de ses parois. Ce n'est en effet qu'à l'extrémité tout à fait antérieure de cette région qu'apparaît l'extrémité postérieure du lobe latéral gauche, à la face dorsale du lobe ventral, à gauche de la cloison mésentérique; nous y reviendrons plus tard. Voyons actuellement comment se termine la veine omphalo-mésentérique en avant; son mode de terminaison varie un peu suivant les embryons.

Sur les uns, elle se continue rapidement en un certain nombre de capillaires que l'on suit plus ou moins loin dans le revêtement latéral gauche du tube intestinal.

D'autres fois elle conserve un calibre un peu plus fort jusqu'à l'extrémité antérieure de la région moyenne de la cloison mésentérique (zone B). Là elle descend le long du tube digestif dans le mésentère ventral, fait bientôt saillie sur sa face latérale gauche et, passant en dehors de lui dans la face dorsale du septum transversum, s'engage dans l'extrémité postérieure du lobe gauche du foie et vient s'ouvrir de haut en bas dans la partie gauche du sinus veineux. Cette extrémité terminale de la veine occupe sur cet embryon le point où, chez les embryons plus jeunes, la même veine se sépare de la cloison mésentérique, elle se trouve là au niveau de l'extrémité postérieure de la région antérieure du mésentère (zone C).

Plus en avant dans le lobe gauche du foie, on ne trouve plus de veine omphalo-mésentérique, tout ce lobe, moins développé que le droit, est parcouru d'un réseau de canaux veineux capillaires qui s'ouvrent dans le sinus veineux intra-hépatique et sont les derniers vestiges de la cavité veineuse envahie par les travées hépatiques.

De cette description il résulte que la portion antérieure de la veine omphalo-mésentérique gauche s'est modifiée de façon différente dans ses parties antérieures et postérieures.

Sa partie antérieure a été complètement envahie par le tissu hépatique du lobe latéral gauche (V. fig. 11, 12, 13, 14, pl. II).

Sa partie postérieure est en voie d'atrophie et destinée à disparaître (V. fig. 15 et 16).

Veines ombilicales. — Ces veines, elles aussi, ont subi de grandes modifications fort différentes pour la droite et pour la gauche.

La *veine ombilicale droite* sur les embryons plus jeunes longeait le lobe médian du foie dans tout son trajet d'arrière en avant et se trouvait déjà engagée à l'intérieur de ce lobe par son pourtour interne.

Sur les embryons que nous étudions, cette veine se comporte de deux façons assez différentes qui peuvent cependant s'interpréter de même. Sur les uns, elle présente les mêmes rapports qu'auparavant; logée en partie dans la paroi du corps, en partie dans le lobe médian, la partie interne de la cavité veineuse est envahie par les travées hépatiques. Cet envahissement est plus ou moins complet suivant les différentes parties du trajet de la veine, il peut par places faire disparaître toute la cavité, mais il est toujours aisé de suivre la veine dans tout son parcours le long du bord droit du lobe hépatique. Arrivée à son extrémité antérieure, elle pénètre complètement dans le foie, sa cavité redevient libre, elle s'engage dans la partie antérieure du septum transversum au-dessus du sinus veineux proprement dit et le fait communiquer avec le sinus intrahépatique (voir plus loin) (V. fig. 11, 12, 13, 14, 15, 16, pl. II).

Sur d'autres embryons, cette même veine ombilicale droite, au lieu de longer le bord droit du lobe hépatique ventral, pénètre directement dans la moitié droite du lobe par son extrémité postérieure. La cavité de la veine y est bientôt envahie par les travées hépatiques et s'y distingue à peine des canaux veineux qui parcourent le tissu du foie. Par places cette cavité disparaît complètement, par places elle redevient reconnaissable, mais à son extrémité antérieure cette cavité reparaît toujours et l'extrémité antérieure de la veine ombilicale droite, large et béante, se comporte encore comme nous venons de le voir.

Ces deux dispositions, que nous venons d'étudier, sont évidemment deux variantes d'un même processus, qui a pour résultat

l'envahissement de la cavité veineuse par les travées hépatiques et la disparition du trajet de la veine dans la moitié droite du lobe ventral du foie. Seule l'extrémité antérieure de la veine ne disparaît pas, elle persiste pour établir la continuité entre le sinus veineux intra-hépatique et le sinus veineux proprement dit. L'envahissement de la veine ombilicale droite par le tissu du foie est comparable à l'envahissement de l'extrémité antérieure de la veine omphalo-mésentérique gauche par le tissu du lobe latéral de ce côté. Il a été signalé et étudié par Brachet sur la plupart des veines du septum.

La *veine ombilicale gauche*, qui, sur les embryons plus jeunes, ne pénétrait dans le lobe médian du foie que tout à fait en avant, au moment de s'anastomoser avec la veine omphalo-mésentérique, présente actuellement des relations très étendues avec ce lobe hépatique. Le mouvement de descente de cette veine, signalé plus haut (V. p. 7 et 8) a continué à agir sur elle et le tissu hépatique qui s'est développé autour d'elle l'a encore exagéré. Actuellement la veine ombilicale gauche, d'un calibre très considérable, pénètre dans l'extrémité postérieure de la moitié gauche du lobe ventral et s'y dirige en avant, en dedans et un peu vers le haut. Très volumineuse elle occupe presque toute l'épaisseur du lobe et par son pourtour supérieur gagne rapidement sa face dorsale. Elle se rapproche en même temps de la ligne médiane et y arrive en avant de la région moyenne de la cloison mésentérique, en avant de cette région du foie qui donne issue aux canaux hépatiques. En ce point, la cavité de la veine ombilicale communique largement à droite et en haut avec celle de la veine omphalo-mésentérique droite et de leur réunion résulte le sinus veineux intra-hépatique (V. fig. 13, 14, 15, 16, pl. II).

Le *sinus veineux* sur ces embryons est divisé en deux parties : une antéro-inférieure et une postérieure. Cette dernière est complètement engagée dans le foie, de là le nom de *sinus veineux intra-hépatique* que nous lui donnerons.

L'antérieur est en dehors de l'organe hépatique et ne se continue avec le précédent que du côté droit; nous le distinguerons sous le nom de *sinus veineux proprement dit.*

Le *sinus intra-hépatique* résulte de l'union des veines omphalo-mésentérique droite et ombilicale gauche.

Le *sinus proprement dit* se continue de chaque côté dans les canaux de Cuvier.

Le *sinus veineux proprement dit* est une cavité allongée transversalement qui fait saillie dans la cavité péricardique, à la face inférieure de la paroi supérieure du péricarde dans sa partie antérieure. Elle se trouve là au-dessous et un peu en arrière du bord antérieur du septum transversum. Vers la gauche, il est plus étroit et se continue dans le canal de Cuvier gauche. Du côté droit, il est plus large et se continue en dehors dans le canal de Cuvier droit. D'autre part, vers le haut, il communique avec l'extrémité antérieure béante de la veine ombilicale droite (V. fig. 11, 12, 13). Celle-ci occupe l'épaisseur du septum transversum au-dessus du sinus veineux proprement dit, et le fait ainsi communiquer avec l'extrémité antérieure du sinus intra-hépatique. Les deux canaux de Cuvier sont allongés et déjà un peu obliques en arrière et en dedans. Cette obliquité est peu marquée à gauche. Au-dessus du sinus veineux proprement dit, dans le bord antérieur du septum transversum, s'avancent les extrémités antérieures des lobes du foie. C'est la première manifestation d'un processus qui va s'accentuer aux phases ultérieures de l'évolution et qui constitue l'origine de la membrane pleuro-péricardique.

Le *sinus intra-hépatique* est une vaste cavité veineuse qui occupe toute la partie moyenne du foie, depuis son bord antérieur jusqu'au voisinage de la région où les canaux hépatiques pénètrent dans le mésentère ventral (dans les zones C, D, E).

Dans toute cette étendue, ce sinus occupe la partie dorsale de l'organe s'étendant largement dans le sens transversal de l'intérieur du lobe droit, à l'intérieur de la moitié gauche du lobe ventral.

Du côté droit, il remonte à l'intérieur du lobe latéral de façon à former toute la partie interne et inférieure de ce lobe (V. fig. 13).

Vers la gauche, il s'étend jusque dans la moitié gauche du lobe médian, mais cela en longeant la face dorsale de ce lobe de façon à venir se placer au-dessous de la face inférieure du lobe latéral gauche.

Sur la ligne médiane sa paroi supérieure forme la face dorsale du foie et donne insertion au mésentère ventral.

Partout où ce vaste sinus est en rapport avec le tissu hépatique, il communique avec les canaux veineux et les capillaires qui parcourent ce tissu. Il fournit donc le sang non seulement à la plus grande partie du lobe ventral, mais encore au lobe latéral (partie

antérieure) droit et au lobe latéral gauche. De la sorte, malgré l'atrophie de la veine omphalo-mésentérique gauche en arrière de lui, ce lobe peut continuer à se développer. A son extrémité postérieure, ce sinus se continue à droite dans la veine omphalo-mésentérique, à gauche dans la veine ombilicale.

Si, partant de ces deux veines, on suit maintenant d'arrière en avant ces vaisseaux et le sinus résultant de leur anastomose, on constate que le sinus semble constitué par le fusionnement de ces deux veines le long de leurs parois médianes, et l'on peut dans le sinus même continuer à distinguer sur tout son parcours une partie droite ou omphalo-mésentérique et une partie gauche ou ombilicale, la première occupant le lobe droit, la seconde, le lobe médian du foie (V. fig. 14 et 13).

A son extrémité antérieure, dans le bord antérieur du foie, le sinus se termine en cul-de-sac au-dessus du sinus veineux proprement dit (V. fig. 12).

De plus il se réduit un peu du côté gauche, tandis qu'à droite il se continue vers le bas dans l'extrémité antérieure de la veine ombilicale droite. Or, l'extrémité antérieure de cette veine occupe à ce niveau l'extrémité antérieure du lobe médian et le bord antérieur du septum transversum. Elle y est plus rapprochée de la face inférieure du septum que de la face supérieure et s'ouvre ainsi vers le bas dans la paroi supérieure du sinus veineux proprement dit, là où ce sinus se continue dans le canal de Cuvier, c'est-à-dire que la veine ombilicale s'ouvre en partie à la paroi supérieure du sinus et en partie à la paroi supérieure du canal de Cuvier qui y aboutit (V. fig. 11 et 12, pl. II).

Comment devons-nous interpréter ces deux sinus que nous venons de décrire?

Pour nous faire une idée de leur mode de formation nous devons les comparer aux sinus veineux que nous avons étudiés sur les embryons plus jeunes et surtout à celui des embryons de 10 1/2 à 11 jours (V. p. 8).

Dans ce dernier, on peut déjà distinguer deux parties : une antérieure, occupant le bord antérieur du septum transversum et se continuant de chaque côté dans les canaux de Cuvier. Cette partie antérieure n'est nulle part en rapport avec le tissu hépatique.

Nous pouvons par la pensée en séparer une partie postérieure en rapport avec les travées épithéliales du foie qui longent le pour-

tour postérieur du sinus veineux et se continuent au dehors dans les veines ombilicales et omphalo-mésentériques (V. p. 9).

Sur les embryons de 11 1/2 à 12 jours, ces deux parties se sont différenciées, l'une est devenue le sinus veineux proprement dit, l'autre le sinus intra-hépatique. Or, chez les embryons de 11 jours, la moitié droite du sinus veineux est plus développée dans le sens antéro-postérieur que la gauche. Il en est résulté, lors de la différenciation en partie antérieure et partie postérieure, que la séparation a été complète du côté gauche, tandis que du côté droit les deux portions sont restées en continuité. La formation du sinus veineux proprement dit s'explique de cette façon assez facilement. Pour le sinus intra-hépatique, l'explication est encore incomplète.

Si nous le comparons à la partie postérieure du sinus veineux des embryons de 10 1/2 à 11 jours, partie postérieure que l'on peut assez bien isoler par la pensée, nous trouverons :

1° Qu'il occupe dans le foie la position occupée sur les embryons de 10 1/2 à 11 jours par cette partie postérieure. Il s'avance en effet en arrière jusque immédiatement en avant de la sortie des canaux biliaires et de leur pénétration dans le mésentère ventral[1].

2° Sur les embryons de 10 1/2 à 11 jours, la partie postérieure du sinus veineux se continue de chaque côté dans les veines ombilicales et omphalo-mésentériques.

Actuellement le sinus intra-hépatique se continue à gauche dans la veine ombilicale, à droite dans la veine omphalo-mésentérique. Or, ces dispositions nouvelles sont la conséquence des modifications profondes subies par les veines ombilicale droite et omphalo-mésentérique gauche.

Du côté gauche, la veine omphalo-mésentérique est en voie d'atrophie et son extrémité antérieure est remplacée par le lobe latéral gauche du foie dont le tissu a envahi sa cavité entière. La partie gauche du sinus ne peut donc plus être formée que par la veine ombilicale, et les capillaires du lobe latéral gauche, qui aboutissent à cette partie gauche ou ombilicale du sinus intra-hépatique, représentent seuls actuellement le tronc de la veine omphalo-mésentérique gauche et son anastomose avec la veine ombilicale. Du côté

1. Le réseau capillaire et les quelques travées hépatiques qui sur les embryons plus jeunes longeaient la paroi postérieure du sinus veineux ont probablement été refoulés vers le bas, au-dessous de l'extrémité postérieure du sinus intra-hépatique progressant un peu d'avant en arrière.

antérieure) droit et au lobe latéral gauche. De la sorte, malgré l'atrophie de la veine omphalo-mésentérique gauche en arrière de lui, ce lobe peut continuer à se développer. A son extrémité postérieure, ce sinus se continue à droite dans la veine omphalo-mésentérique, à gauche dans la veine ombilicale.

Si, partant de ces deux veines, on suit maintenant d'arrière en avant ces vaisseaux et le sinus résultant de leur anastomose, on constate que le sinus semble constitué par le fusionnement de ces deux veines le long de leurs parois médianes, et l'on peut dans le sinus même continuer à distinguer sur tout son parcours une partie droite ou omphalo-mésentérique et une partie gauche ou ombilicale, la première occupant le lobe droit, la seconde, le lobe médian du foie (V. fig. 14 et 13).

A son extrémité antérieure, dans le bord antérieur du foie, le sinus se termine en cul-de-sac au-dessus du sinus veineux proprement dit (V. fig. 12).

De plus il se réduit un peu du côté gauche, tandis qu'à droite il se continue vers le bas dans l'extrémité antérieure de la veine ombilicale droite. Or, l'extrémité antérieure de cette veine occupe à ce niveau l'extrémité antérieure du lobe médian et le bord antérieur du septum transversum. Elle y est plus rapprochée de la face inférieure du septum que de la face supérieure et s'ouvre ainsi vers le bas dans la paroi supérieure du sinus veineux proprement dit, là où ce sinus se continue dans le canal de Cuvier, c'est-à-dire que la veine ombilicale s'ouvre en partie à la paroi supérieure du sinus et en partie à la paroi supérieure du canal de Cuvier qui y aboutit (V. fig. 11 et 12, pl. II).

Comment devons-nous interpréter ces deux sinus que nous venons de décrire?

Pour nous faire une idée de leur mode de formation nous devons les comparer aux sinus veineux que nous avons étudiés sur les embryons plus jeunes et surtout à celui des embryons de 10 1/2 à 11 jours (V. p. 8).

Dans ce dernier, on peut déjà distinguer deux parties : une antérieure, occupant le bord antérieur du septum transversum et se continuant de chaque côté dans les canaux de Cuvier. Cette partie antérieure n'est nulle part en rapport avec le tissu hépatique.

Nous pouvons par la pensée en séparer une partie postérieure en rapport avec les travées épithéliales du foie qui longent le pour-

tour postérieur du sinus veineux et se continuent au dehors dans les veines ombilicales et omphalo-mésentériques (V. p. 9).

Sur les embryons de 11 1/2 à 12 jours, ces deux parties se sont différenciées, l'une est devenue le sinus veineux proprement dit, l'autre le sinus intra-hépatique. Or, chez les embryons de 11 jours, la moitié droite du sinus veineux est plus développée dans le sens antéro-postérieur que la gauche. Il en est résulté, lors de la différenciation en partie antérieure et partie postérieure, que la séparation a été complète du côté gauche, tandis que du côté droit les deux portions sont restées en continuité. La formation du sinus veineux proprement dit s'explique de cette façon assez facilement. Pour le sinus intra-hépatique, l'explication est encore incomplète.

Si nous le comparons à la partie postérieure du sinus veineux des embryons de 10 1/2 à 11 jours, partie postérieure que l'on peut assez bien isoler par la pensée, nous trouverons :

1° Qu'il occupe dans le foie la position occupée sur les embryons de 10 1/2 à 11 jours par cette partie postérieure. Il s'avance en effet en arrière jusque immédiatement en avant de la sortie des canaux biliaires et de leur pénétration dans le mésentère ventral[1].

2° Sur les embryons de 10 1/2 à 11 jours, la partie postérieure du sinus veineux se continue de chaque côté dans les veines ombilicales et omphalo-mésentériques.

Actuellement le sinus intra-hépatique se continue à gauche dans la veine ombilicale, à droite dans la veine omphalo-mésentérique. Or, ces dispositions nouvelles sont la conséquence des modifications profondes subies par les veines ombilicale droite et omphalo-mésentérique gauche.

Du côté gauche, la veine omphalo-mésentérique est en voie d'atrophie et son extrémité antérieure est remplacée par le lobe latéral gauche du foie dont le tissu a envahi sa cavité entière. La partie gauche du sinus ne peut donc plus être formée que par la veine ombilicale, et les capillaires du lobe latéral gauche, qui aboutissent à cette partie gauche ou ombilicale du sinus intra-hépatique, représentent seuls actuellement le tronc de la veine omphalo-mésentérique gauche et son anastomose avec la veine ombilicale. Du côté

1. Le réseau capillaire et les quelques travées hépatiques qui sur les embryons plus jeunes longeaient la paroi postérieure du sinus veineux ont probablement été refoulés vers le bas, au-dessous de l'extrémité postérieure du sinus intra-hépatique progressant un peu d'avant en arrière.

droit, c'est le tronc de la veine ombilicale qui est en voie d'atrophie envahi par le tissu du lobe médian du foie. La moitié droite du sinus ne peut donc être représentée que par la veine omphalo-mésentérique qui, elle, a pris un grand développement.

3° Cependant, à l'extrémité antérieure de la partie droite du sinus intra-hépatique, le tronc veineux droit du sinus se reconstitue. La veine ombilicale droite s'y continue avec le sinus veineux intra-hépatique et cette partie du sinus est ainsi formée à ce niveau par la partie omphalo-mésentérique du sinus veineux intra-hépatique s'anastomosant avec la veine ombilicale. En ce point, l'ancien tronc veineux droit se reconstitue, car la veine ombilicale se continue d'autre part dans le canal de Cuvier et dans le sinus veineux proprement dit.

Les deux sinus des embryons de 11 1/2 à 12 jours doivent donc être considérés comme amenés par la différenciation et la séparation incomplète des deux parties qui peuvent être séparées par la pensée dans le sinus veineux des embryons de 10 1/2 à 11 jours. La partie antérieure qui se continue dans les canaux de Cuvier constitue actuellement le sinus proprement dit.

La partie postérieure modifiée constitue le sinus intra-hépatique.

Ces deux portions sont encore en continuité du côté droit où persiste, modifiée aussi, l'extrémité latérale de la moitié droite du sinus des embryons de 10 1/2 à 11 jours.

Foie. — Le lobe médian notablement développé chez ces embryons, s'étend de l'ombilic au bord antérieur du septum transversum. Il s'est accru non seulement en longueur, mais encore en largeur et a ainsi notablement allongé et élargi le septum transversum et la paroi abdominale inférieure dans lesquels il se développe.

Sur les côtés, le tissu de ce lobe a gagné les parois des veines ombilicales dans une bien plus grande partie de leur trajet et a eu sur ces veines une influence très différente à droite et à gauche. A droite, il a continué à envahir les parois et la cavité veineuse et a amené ainsi l'atrophie partielle de la veine. Aussi de ce côté le lobe médian du foie a-t-il pris moins de développement qu'à gauche (V. fig. 13, 14, 15, 16).

Du côté gauche, le tissu hépatique a enveloppé la veine ombilicale, mais n'a pas pénétré à son intérieur. Cette veine est même devenue plus volumineuse, le tissu du foie l'a complètement entourée, l'a fait passer à l'intérieur du lobe et, de la sorte, la moitié droite du

lobe ventral s'est notablement accrue et est parcourue par la veine ombilicale dans une grande partie de son étendue (V. fig. 13, 14, 15, 16).

Enfin le tissu du lobe médian s'est étendu au-dessous du sinus veineux intra-hépatique, au-dessous de sa partie gauche surtout (V. fig. 11, 12, 13).

De cette description on peut conclure que le lobe ventral du foie se développe surtout le long des veines ombilicales; on pourrait donc, par opposition aux lobes latéraux, distinguer dans le foie deux lobes ombilicaux confondus entre eux sur la ligne médiane. Seulement cette distinction n'est d'aucune utilité et se justifie moins que celle des lobes omphalo-mésentériques ou latéraux. Le lobe ventral se développe en effet non seulement le long des veines ombilicales et de la portion gauche du sinus veineux intra-hépatique, mais encore le long de la face inférieure des veines omphalo-mésentériques. Or, ces dernières veines sont en communication avec les capillaires du lobe ventral et leur fournissent aussi du sang.

Nous continuerons donc comme, M. Brachet l'a proposé, à distinguer ces deux lobes réunis sous le nom de lobe médian ou ventral.

Voyons maintenant quelle est sa conformation, quels sont ses rapports.

Par toute l'étendue de sa face inférieure, de l'ombilic au bord antérieur du septum, le lobe ventral est uni à la paroi abdominale inférieure en arrière, à la paroi supérieure du péricarde en avant. (Le septum transversum délimite en effet en haut et en arrière la cavité péricardique par sa face supérieure libre et revêtue de l'épithélium cœlomique. Toute la couche de tissu conjonctif, qui se trouve au-dessus de cet épithélium, n'est pas envahie par le tissu hépatique et constitue, avec le revêtement épithélial, la paroi péricardique supérieure) (V. fig. 11, 12, 13, 14, 15, 16, 17).

Les *bords latéraux* du lobe médian arrivent aux parois latérales du corps dans lesquelles ils se continuent.

La *face supérieure ou dorsale*, dans toute son étendue, le long du plan sagittal médian, donne insertion au mésentère ventral. Elle doit être étudiée dans les différentes parties de son étendue en rapport avec des régions différentes de la cloison mésentérique.

Au niveau de la région postérieure (zone A), le mésentère ventral est mince, membraneux, pénètre dans la face dorsale du lobe médian et y enveloppe le tube cystique ou hépatique postérieur. Ce tube

épithélial se trouve là, dans l'épaisseur du lobe hépatique, enveloppé par un prolongement de tissu conjonctif du mésentère, ce tissu conjonctif distinct du tissu hépatique qui l'entoure doit encore être rattaché au mésentère ventral car, quand la vésicule biliaire se développera, il l'enveloppera et lui formera une gaine que l'on rattache au feuillet péritonéal (V. fig. 17, pl. II).

De chaque côté de ce sillon dans lequel se logent le tube cystique et le bord inférieur du mésentère, la face supérieure du lobe médian forme deux saillies qui s'élèvent dans le cœlome et marquent assez bien la distinction possible du lobe en deux moitiés droite et gauche.

Plus en avant, au niveau de la région moyenne de la cloison mésentérique (zone B), le mésentère ventral très épais contient non seulement les conduits biliaires, mais encore la veine omphalo-mésentérique droite et l'extrémité postérieure du lobe droit du foie longeant la face externe de cette veine (V. fig. 15 et 16).

La face dorsale du lobe médian se continue donc dans sa partie médiane avec ce mésentère ventral, et par conséquent est en rapport avec la veine omphalo-mésentérique droite et avec la face inférieure du lobe droit du foie. Ici encore le tissu conjonctif du mésentère ventral, entourant les canaux biliaires, pénètre dans la face dorsale du lobe hépatique et remplit le sillon que présente à ce niveau le tissu de ce lobe. Dans le reste de son étendue, la face dorsale du lobe médian est libre, seulement, à l'extrémité antérieure de cette zone, à gauche du mésentère ventral, apparaît, à la face dorsale du lobe, une petite crête de tissu conjonctif qui en dedans se continue dans le mésentère ventral et en avant aboutit à l'extrémité postérieure du lobe latéral gauche, seulement alors on est passé dans la région suivante.

Au niveau de la région antérieure de la cloison mésentérique :

La face dorsale du lobe ventral donne insertion sur la ligne médiane au mésentère ventral mince et membraneux et, de chaque côté de cette insertion, se continue dans la face inférieure des deux lobes latéraux du foie.

Dans cette région antérieure, la face dorsale du lobe est constituée sur la ligne médiane par la paroi supérieure du sinus veineux intra-hépatique, et c'est sur cette paroi que s'insère le mésentère ventral (V. fig. 12, 13, 14).

Le tissu hépatique a continué d'autre part à se développer sur le

trajet ou dans les cavités des veines omphalo-mésentériques et a amené un accroissement considérable des lobes latéraux.

Le *lobe latéral droit* s'est formé le long de la veine omphalo-mésentérique, devenue très volumineuse, et le long de la partie droite ou omphalo-mésentérique du sinus intra-hépatique, jusqu'à son extrémité antérieure. Le lobe se divise maintenant en trois parties :

Une *postérieure*, entourant la veine omphalo-mésentérique à l'intérieur de la cloison mésentérique (V. fig. 16 et 15);

Une *moyenne*, développée autour de la veine isolée de la cloison mésentérique et le long de la partie postérieure du sinus veineux en regard du prolongement caudal du méso-latéral (V. fig. 13 et 14);

Une *antérieure*, développée autour de la partie antérieure droite du sinus veineux, mais unie au méso-latéral (V. fig. 11 et 12).

La *partie postérieure* est surtout développée le long de la paroi externe de la veine et est unie par son intermédiaire à la face latérale droite du tube digestif et des canaux biliaires. Dilatant fortement la cloison mésentérique vers la droite, elle présente à étudier quatre faces (V. fig. 15 et 16) :

Une face interne accolée à la face latérale du tube digestif et longée par les canaux biliaires;

Une face externe libre et saillante dans le cœlome;

Une face inférieure suivant laquelle le tissu de ce lobe et le méso se continuent avec la face dorsale du lobe médian;

Enfin une face supérieure sur laquelle s'insère le mésentère dorsal.

Seulement il faut remarquer que, dans la partie antérieure de cette région, s'avance déjà d'avant en arrière le cul-de-sac postérieur transversal du cœlome. Il passe dans le mésentère dorsal au-dessus du lobe droit et du tube digestif et, de la sorte, dans une petite étendue, la face supérieure du lobe devient libre (V. fig. 15, pl. II).

La *partie moyenne du lobe droit* est développée le long de la paroi externe et un peu de la paroi supérieure de la veine omphalo-mésentérique et le long de la portion droite du sinus intra-hépatique. Veine et sinus en occupent donc la partie inférieure et interne.

Elle se distingue de la partie postérieure du lobe par son isolement du tube intestinal. La limite entre les deux portions est très nette et s'établit très brusquement un sillon presque vertical péné-

trant tout à coup de haut en bas, entre la face interne du lobe et la face latérale du tube digestif, et s'étendant jusqu'au mésentère ventral.

Cet isolement du lobe et l'apparition d'une face interne libre différencient presque seuls cette portion moyenne du lobe latéral de sa partie postérieure (V. fig. 14 et 13, pl. II).

Elle est seulement un peu plus volumineuse et, dans la plus grande partie de son étendue, communique directement avec le sinus veineux. On lui reconnaît aussi quatre faces qui présentent les relations suivantes :

Une face externe convexe libre dans le cœlome;

Une face supérieure libre aussi, longée par le bord inférieur du prolongement caudal du méso-latéral;

Une face interne libre encore, longée par la cloison mésentérique;

Enfin une face inférieure suivant laquelle le tissu du lobe se continue avec celui du lobe ventral et la cavité veineuse avec la moitié gauche du sinus veineux intra-hépatique.

La *partie antérieure du lobe droit* s'étend en avant jusqu'à l'extrémité antérieure droite du sinus intra-hépatique et est développée toujours le long de la paroi externe et supérieure de la partie droite de ce sinus.

Cette partie antérieure du lobe droit ne se distingue de la précédente que par ce fait que le bord inférieur du méso-latéral est inséré sur sa face supérieure et relie ainsi cette dernière à la paroi dorsale du corps (V. fig. 11 et 12). Tout à fait en avant, le tissu hépatique s'engage déjà dans le tissu conjonctif du méso-latéral le long de son bord inférieur et on ne peut plus guère distinguer ce dernier de la face supérieure du lobe. L'on constate ainsi les premières manifestations d'un processus qui va prendre une grande extension plus tard et permettre au lobe droit de se développer dans le méso-latéral.

Le *lobe latéral gauche* avait commencé à se développer, chez les embryons de 10 jours 1/2 à 11 jours, autour de l'extrémité antérieure de la veine omphalo-mésentérique gauche.

Ultérieurement, cette veine s'est atrophiée en arrière du lobule débutant et le tissu hépatique a complètement envahi la cavité de son extrémité antérieure. Malgré cette atrophie de la veine, ce lobe latéral a cependant pu continuer à croître parce qu'il s'est développé surtout d'arrière en avant le long de la paroi supérieure de la portion

gauche du sinus veineux intra-hépatique. L'extrémité postérieure de ce lobe est donc restée beaucoup moins saillante en arrière que celle du droit. Toute la portion mésentérique de ce dernier lui manque.

Le lobe gauche n'apparaît que dans la région antérieure de la cloison mésentérique, mais en dehors d'elle, à la face dorsale du lobe médian, tout comme les portions moyennes et antérieures du lobe droit.

Il s'avance ainsi avec le lobe médian jusqu'au niveau du bord antérieur du septum transversum, au-dessus du sinus veineux proprement dit et de la veine de Cuvier gauche (V. fig. 11, 12, 13, 14).

Nous verrons tout à l'heure comment se comporte son extrémité postérieure. Voici quels sont la forme, la situation, les rapports de ce lobe.

Prismatique triangulaire dans la plus grande partie de son étendue, il présente une face supérieure, une face externe et une arête supérieure arrondie qui sont libres dans le cœlome.

La troisième face est inférieure et libre dans sa partie externe où une scissure peu profonde l'isole du lobe médian. Dans sa partie interne, au contraire, elle est unie à la face dorsale de ce lobe, immédiatement à gauche du mésentère ventral, et répond ainsi à la paroi supérieure de la moitié gauche du sinus intra-hépatique qui le parcourt. Les vaisseaux du lobe latéral communiquent ainsi directement avec le sinus veineux et l'on comprend aisément comment ce lobe a pu prendre un si grand développement. Le lobe latéral gauche du foie fait donc, comme le droit, saillie dans le cœlome à la face dorsale du lobe médian, en dehors de la cloison mésentérique. Sa forme prismatique triangulaire est due à l'inclinaison du tube digestif vers la gauche.

Nous avons vu jusqu'où s'étendait son extrémité antérieure. Suivons-le maintenant en arrière jusqu'à son extrémité postérieure. Dans cette direction, le lobule se rapetisse de plus en plus et se réduit bientôt à une petite crête (triangulaire à la coupe transversale) insérée sur la face dorsale du lobe médian, immédiatement à gauche du bord inférieur du mésentère ventral. Quand on approche de la région moyenne de la cloison mésentérique (zone B), la crête, qui constitue maintenant l'extrémité du lobe gauche, se réduit encore, ne contient bientôt plus de tissu hépatique et est constituée uniquement par du tissu conjonctif. Enfin, à l'extrémité

antérieure de la zone moyenne, on la voit se continuer dans le bord inférieur du mésentère ventral (V. fig. 15, FE').

L'extrémité postérieure du lobe gauche se continue donc dans un repli du feuillet viscéral du péritoine en continuité avec le mésentère ventral, et cela à l'extrémité antérieure de la région moyenne de la cloison mésentérique.

Cette remarque a son importance parce qu'elle explique les rapports qui s'établiront plus tard entre cette cloison et l'extrémité postérieure du lobe gauche du foie.

Tube digestif. — Il présente à peu près la même disposition, le même trajet qu'à la phase précédente, mais s'est cependant modifié d'une façon très intéressante dans la plus grande partie de son étendue.

Dans toute la partie antérieure de son trajet, celle où il parcourt la région antérieure (zone CDE) de la cloison mésentérique, le tube digestif devenu fusiforme se présente toujours sous la forme d'un tube épithélial aplati latéralement et allongé du haut en bas ; mais actuellement il a subi un léger mouvement de rotation autour d'un axe longitudinal passant par son bord inférieur.

Le bord supérieur du tube est en effet reporté vers la gauche et est devenu en même temps externe.

Le bord inférieur est resté médian, mais est devenu interne par rapport au précédent (V. fig. 11, 12, 13, 14, pl. II : la face latérale gauche regarde un peu vers le bas, la droite étant tournée légèrement vers le haut).

Plus en arrière, dans la région moyenne de la cloison mésentérique (zone B), dans cette partie où le tube intestinal, à la phase précédente, se continuait vers le bas dans la gouttière hépatique, vers le haut dans la gouttière pancréatique, les dispositions sont considérablement modifiées. Ces gouttières sont remplacées par les conduits excréteurs, biliaires et pancréatiques et le calibre du tube intestinal s'est considérablement réduit; sa coupe transversale est ici moins allongée que dans la région antérieure et plus près aussi de la direction verticale, c'est-à-dire que le mouvement de rotation autour de l'axe longitudinal s'est à peine étendu à cette partie du tube intestinal (V. fig. 15 et 16).

Dans la région postérieure enfin de la cloison mésentérique (zone A), le tube digestif est d'un calibre encore moins considérable et n'y est plus aplati latéralement que dans la partie antérieure de

la région. En arrière, il devient circulaire. Enfin, ici, il n'y a plus trace de mouvement de rotation et le tube digestif suit un trajet médian antéro-postérieur (V. fig. 17 et 18, pl. II).

Cloison mésentérique et cavité hépato-entérique. — Il y a d'abord une remarque générale à faire au sujet de la cloison mésentérique chez ces embryons. C'est que son développement a été plus considérable que celui du tube intestinal et cela non seulement en épaisseur mais aussi en hauteur, c'est-à-dire dans le sens dorso-ventral. Or, dans ce sens, ce développement a surtout eu pour conséquence de grandir le mésentère dorsal d'une façon notable comparativement aux deux autres portions de la cloison mésentérique (Comparer les fig. 12, 13, 14 et 15 aux fig. 3, 4, 5, pl. I).

Nous allons étudier les caractères actuels de cette cloison dans les différentes régions et zones que nous y avons distinguées.

Dans la région postérieure (zone A). La portion moyenne de la cloison est notablement épaissie par la présence, à son intérieur, du tube intestinal et de deux veines omphalo-mésentériques accolées à ses faces (V. fig. 17).

La partie inférieure du mésentère dorsal est aussi fort épaissie par le passage à la face supérieure du tube intestinal de la branche transversale antérieure de l'anneau veineux péri-intestinal (voir fig. 17).

Quant au mésentère ventral, il est mince, assez court, et son bord inférieur, engagé dans la gouttière médiane que lui présente la face dorsale du lobe médian du foie, y enveloppe le *tube cystique,* origine de la vésicule biliaire.

(Ce tube suit, dans cette gouttière de la face supérieure du lobe médian, un trajet antéro-postérieur; il naît du canal biliaire dans la région moyenne (zone B) et se dirige directement en arrière, puis se termine par une extrémité pleine et arrondie au niveau de l'extrémité postérieure du lobe médian.)

A ce niveau se termine aussi le mésentère ventral par un bord libre très peu étendu.

Dans la région moyenne (zone B), toute la partie inférieure de la cloison est très épaisse et s'insère largement à la face dorsale du lobe médian.

La portion moyenne de la cloison et le mésentère ventral contiennent en effet le tube digestif et les canaux biliaires, la veine omphalo-mésentérique gauche en voie d'atrophie, et la veine

omphalo-mésentérique droite avec la portion postérieure du lobe latéral droit du foie.

Enfin, dans la partie inférieure du mésentère dorsal, se trouve logé le pancréas dorsal actuellement fort développé transversalement (V. fig. 15 et 16, pl. II).

Cette région moyenne de la cloison mésentérique s'est développée en longueur en même temps que le tube digestif, mais le pancréas ne s'est pas développé dans ce sens de façon à occuper encore toute l'étendue de cette zone, et dans la partie antérieure de la région il ne s'y trouve plus. Au lieu du pancréas, pénètre maintenant dans le mésentère dorsal l'extrémité postérieure de la cavité hépato-entérique (V. fig. 15, pl. II).

Sur les embryons plus jeunes, ce cul-de-sac cœlomique postérieur pénétrait de droite à gauche dans le mésentère dorsal en avant de cette région moyenne de la cloison mésentérique, mais aussi immédiatement en avant de la gouttière pancréatique.

Sur les embryons de 11 jours 1/2 à 12 jours, ce cul-de-sac s'engage plus profondément dans le mésentère dorsal devenu beaucoup plus épais, il y pénètre immédiatement en avant du pancréas dorsal, mais passe ainsi au-dessus de la portion postérieure du lobe latéral droit du foie et du tube intestinal. Ce cul-de-sac est devenu une fente horizontale, une profonde scissure qui s'arrête à gauche du plan médian, au-dessus du bord supérieur du tube intestinal.

La position actuelle de l'extrémité postérieure de ce cul-de-sac, par rapport au lobe latéral droit du foie, indique qu'il s'est étendu d'avant en arrière de la région antérieure (zone C) dans la région moyenne (zone B) de la cloison mésentérique. C'est le début d'un processus qui n'ira qu'en progressant sur les embryons plus âgés et entraînera une subdivision de cette région.

Cette fente cœlomique transversale divise le mésentère dorsal en deux parties : une inférieure, que nous connaissons, et une supérieure. Cette partie supérieure du mésentère dorsal se présente sous la forme d'une membrane épaisse tendue transversalement au-dessous de la paroi dorsale du corps. Sa face inférieure forme la paroi supérieure du cul-de-sac cœlomique. Sa face supérieure se continue sur la ligne médiane dans un pédicule, partie très courte, beaucoup moins large, qui s'insère à la paroi dorsale du corps, c'est le bord supérieur, moins épaissi, du mésentère dorsal.

Enfin cette membrane déborde ce pédicule à droite et surtout à gauche.

Du côté gauche, elle le déborde notablement et constitue le mésogastre dorsal [1]. A son extrémité gauche, ce mésogastre se continue avec la partie inférieure du mésentère dorsal au niveau du bord supérieur du tube intestinal (V. fig. 15, pl. II).

Dans la région antérieure de la cloison mésentérique. Nous avons vu précédemment comment se comporte le tube intestinal. L'allongement de ce tube dans le sens dorso-ventral et son mouvement de rotation ont pour effet de donner à la cloison mésentérique un développement considérable en épaisseur, qui se manifeste surtout du côté gauche. Il en résulte que la portion moyenne de la cloison et le mésentère dorsal font une saillie considérable en haut et à gauche dans la cavité cœlomique. Il résulte aussi de l'inclinaison et de l'obliquité des faces du tube digestif que, du côté droit, la limite entre le mésentère dorsal et la portion moyenne de la cloison mésentérique est difficile à marquer, tandis que, du côté gauche, elle est très nettement indiquée par le bord supérieur du tube intestinal.

Ici donc encore, comme dans les régions précédentes, le mésentère dorsal s'épaissit rapidement au-dessous de son insertion supérieure pour se continuer largement dans la portion moyenne de la cloison mésentérique, c'est-à-dire dans les revêtements latéraux du tube intestinal. Dans toute l'étendue de cette région, la face latérale du tube digestif et le mésentère ventral sont complètement isolés du lobe latéral droit du foie et, de la sorte, le mésentère ventral, mince et court, est libre sur ses deux faces et s'insère en bas sur la paroi supérieure du sinus veineux intra-hépatique et sur l'anastomose des veines qui le constituent à son extrémité postérieure. C'est dans cette région que, sur les embryons plus jeunes, nous avons vu se former la cavité hépato-entérique, divisant cette région en trois zones, C, D, E. Actuellement, nous retrouvons encore les trois parties de cette cavité à peine modifiées par les changements que présente le tube digestif.

En arrière, dans la zone C, le cul-de-sac initial de cette cavité,

1. Nous réservons ce nom de mésogastre dorsal à ce feuillet mésentérique qui partant de l'insertion médiane et dorsale de la cloison mésentérique se dirige vers la gauche, de façon à gagner plus ou moins rapidement et directement le bord supérieur et externe du tube intestinal.

pénétrant de droite à gauche dans le mésentère dorsal, se présente ici sous la forme d'une fente transversale plus étendue seulement pénétrant aussi de droite à gauche dans le mésentère dorsal jusqu'au-dessus du bord supérieur du tube intestinal, comme dans la zone précédente (V. p. 34), cette fente détermine la formation d'un mésogastre dorsal, tendu de la paroi dorsale au bord supérieur du tube intestinal (V. fig. 14).

Plus en avant, dans la zone D, ce cul-de-sac initial se continuait, sur les embryons plus jeunes, dans une gouttière longeant la face latérale droite du tube digestif creusée par conséquent dans la portion moyenne de la cloison mésentérique.

Sur un embryon de 11 jours 1/2 à 12 jours, au fur et à mesure que, dans une partie plus antérieure de son trajet, le tube digestif s'allonge dans le sens vertical et présente plus nettement son mouvement de rotation, le cul-de-sac transversal postérieur se continue dans une gouttière très étroite, une grande fente qui longe aussi la face latérale droite du tube digestif, s'incline comme elle en haut et à gauche et s'arrête dans le mésentère dorsal au niveau du bord supérieur du tube intestinal. A cause de cette inclinaison, la fente cœlomique détermine actuellement la formation, non seulement d'un mésogastre dorsal, mais encore d'un prolongement caudal du méso-latéral, tous deux se réunissent dans le plan médian et s'insèrent à la paroi dorsale du corps par l'intermédiaire du pédicule du mésentère dorsal. Le mésogastre dorsal, plus étendu, se dirige vers la gauche jusqu'au bord supérieur du tube digestif, tandis que le prolongement caudal du méso-latéral se dirige un peu vers la droite et, par son bord inférieur libre, longe la face supérieure du lobe latéral droit du foie (V. fig. 13).

Enfin, dans la partie antérieure de cette région (zone E), la cavité hépato-entérique, sur les embryons plus jeunes, était une fente creusée dans le revêtement latéral droit du tube intestinal.

Chez les embryons de 11 jours 1/2 à 12 jours il en est de même, le bord inférieur du méso-latéral s'insère sur la face supérieure du lobe latéral droit et la fente cœlomique, la cavité hépato-entérique longe encore la face latérale droite devenue supérieure du tube digestif; elle longe cette face jusque en regard du bord inférieur et du bord supérieur de ce dernier et décrit, dans son trajet, une courbe à concavité inférieure et gauche qui donne à la paroi stomacale sa convexité (V. fig. 11 et 12).

On peut ainsi distinguer dans cette cavité une portion transversale et une portion verticale. C'est ce qu'a fait M. Brachet. La portion verticale est délimitée d'une part par le tube digestif, d'autre part par le méso-latéral, la portion horizontale est délimitée par le mésogastre dorsal en haut, et par le tube digestif en bas.

Le mésogastre dorsal et le méso-latéral se comportent vis-à-vis l'un de l'autre et vis-à-vis de la paroi dorsale du corps comme le font dans la zone précédente le mésogastre dorsal et le prolongement caudal du méso-latéral.

Enfin, à l'extrémité antérieure de cette région arrive l'extrémité de la cavité hépato-entérique. Or, à ce niveau, le tube digestif a exécuté son mouvement de rotation, son bord supérieur (grande courbure de l'estomac) est porté vers la gauche, mais la cavité hépato-entérique n'est plus qu'une fente peu étendue, engagée dans la cloison mésentérique à droite du tube digestif, mais verticale et même quelquefois inclinée obliquement de haut en bas et de droite à gauche, c'est-à-dire dans un sens perpendiculaire à l'inclinaison du tube digestif. Ici donc, malgré l'inclinaison très marquée de la grande courbure de l'estomac vers la gauche, il n'y a aucune trace de mésogastre dorsal incliné dans ce sens.

Avant d'abandonner ces embryons nous ajouterons :

1° Que nous avons pris comme limite, entre la région antérieure de la cloison mésentérique (zone C D E) et la région moyenne, le point où le lobe latéral droit du foie se sépare de la face latérale droite du tube digestif. Cette séparation est brusque et se fait d'ailleurs immédiatement en avant du point où les canaux biliaires pénètrent dans le mésentère ventral (V. fig. 14 et p. 29).

2° Que le méso-latéral étant primitivement (sur les embryons de 10 jours 1/2 et 11 jours) inséré par son bord inférieur sur la paroi supérieure de la moitié droite du sinus veineux, se trouve actuellement tout naturellement inséré sur la face dorsale du lobe latéral droit, qui s'est développé le long de la moitié droite du sinus intra-hépatique.

3° Que le bord postérieur de ce méso-latéral, sur ces embryons, s'est accru d'avant en arrière et a ainsi amené l'union d'une partie du prolongement caudal avec la face dorsale du lobe latéral. Cette union est marquée par l'existence de 2 sillons, 1 interne et 1 externe, le long de la soudure des deux parties (V. fig. 12).

4° Enfin, que dans sa partie antérieure le bord inférieur du

méso-latéral commence à être envahi par le tissu hépatique du lobe latéral (V. fig. 11).

Ces deux derniers processus vont progresser très activement dans les périodes ultérieures du développement de l'embryon.

Pour terminer l'étude de cet embryon, nous allons encore, dans un tableau, résumer succinctement, par rapport à la cloison mésentérique, l'état et les rapports des différents organes.

Région postérieure. Zone A. — Portion moyenne de la cloison épaissie, contient le tube digestif et les deux veines omphalo-mésentériques. Partie inférieure du mésentère dorsal épaissi par l'anastomose dorsale de l'anneau veineux péri-intestinal (fig. 17).

Mésentère ventral mince, tube cystique dans son bord inférieur.

Région moyenne. Zone B. — Cloison mésentérique épaissie dans toute son étendue.

Dans mésentère dorsal : pancréas.

Dans portion moyenne de la cloison mésentérique : tube digestif, veines omphalo-mésentériques et lobe droit du foie.

Dans mésentère ventral : les mêmes parties mais les canaux hépatiques au lieu du tube digestif. A l'extrémité antérieure de cette région, cul-de-sac postérieur de la cavité hépato-entérique dans mésentère dorsal, et extrémité conjonctive du lobe latéral gauche du foie aboutissant au mésentère ventral.

Dans la face dorsale du lobe médian : gouttière médiane profonde recevant l'insertion médiane inférieure du mésentère ventral.

Région antérieure. Zones C et D. — Ces deux zones passent actuellement insensiblement l'une dans l'autre.

Mésentère dorsal s'élargissant rapidement vers le bas et se continuant dans la portion moyenne de la cloison très développée vers la gauche et contenant le tube digestif. Ce dernier a exécuté un mouvement de rotation portant son bord supérieur vers la gauche.

Le cul-de-sac postérieur de la cavité hépato-entérique pénétrant dans le mésentère dorsal et se continuant en avant dans la gouttière de cette cavité qui longe la face latérale droite et supérieure du tube digestif.

Mésogastre dorsal.

Prolongement caudal du méso-latéral.

Mésentère ventral mince et court, inséré sur la paroi dorsale du sinus veineux intra-hépatique (fig. 13 et 14).

Dans le foie.

Anastomose de la veine omphalo-mésentérique droite et de la veine ombilicale gauche à l'extrémité postérieure de cette région.

En avant, sinus veineux intra-hépatique.

Lobes latéraux du foie saillants dans le cœlome, à droite et à gauche de la cloison mésentérique.

Zone E. — Cavité hépato-entérique complète longeant la face latérale droite et supérieure de l'estomac.

Méso-latéral inséré inférieurement sur la face dorsale du lobe latéral, pénétré dans sa partie antérieure par le tissu hépatique. En arrière sillons marquant le recul du bord postérieur de ce méso qui a amené la soudure du prolongement caudal et du lobe latéral droit (fig. 12).

Mésogastre dorsal.

Mésentère ventral mince et court, inséré sur la paroi dorsale du sinus veineux intra-hépatique.

Dans le foie, ce sinus et son extrémité antérieure droite communiquant avec le sinus veineux proprement dit.

Embryons de 12 jours 1/2.

Suivant toujours le même ordre dans notre étude, nous commencerons encore par le système veineux du foie.

Veines omphalo-mésentériques. — Toute la partie antérieure de la *veine omphalo-mésentérique gauche* est atrophiée, la partie antérieure de la veine droite persistant seule, la veine porte se trouve maintenant constituée. Elle commence à l'anastomose dorsale de l'ancien anneau veineux péri-intestinal de la façon suivante. Cette anastomose, qui contourne de gauche à droite la face dorsale du tube digestif, communique toujours à gauche et en bas avec le tronc des veines omphalo-mésentériques considérablement réduit. Mais, en arrière, il reçoit maintenant une veine assez importante que l'on peut suivre dans le mésentère dorsal jusqu'à l'extrémité postérieure de l'intestin : c'est la veine mésentérique.

Enfin, du côté gauche et vers le haut, cette anastomose dorsale est en relation avec tout un réseau de capillaires développé dans la crête épiploïque du mésentère dorsal entre les tubes et les cylindres du pancréas et dans le tissu conjonctif de cette saillie. Ce réseau capillaire marque le début de la formation de la veine splénique et, comme il est en relation avec l'anastomose veineuse dorsale, il

montre nettement que l'origine de la veine porte se trouve précisément dans cette anastomose, confluent de la veine mésentérique et du réseau capillaire représentant la veine splénique future.

Contournant donc la face postérieure du tube digestif, la veine porte se dirige en même temps en avant au travers du pancréas et gagne ainsi, dans la cloison mésentérique, le bord droit du tube intestinal au-dessus duquel elle arrive (V. fig. 26, pl. III).

La veine porte se dirige alors directement d'arrière en avant le long du bord droit du tube digestif et pénètre dans l'extrémité postérieure du lobe droit du foie, dont elle longe la partie inférieure et interne jusqu'au moment où elle s'anastomose avec la veine ombilicale gauche. Ce trajet intra-hépatique de la veine porte ne présente donc pas de différence essentielle avec celui de la veine omphalo-mésentérique droite chez les embryons plus jeunes (voir fig. 22, 23, 24 et 25).

Veines ombilicales. — Ces veines pénètrent toujours dans l'extrémité postérieure du lobe médian du foie, l'une à droite, l'autre à gauche de la ligne médiane; mais la veine droite est devenue très peu volumineuse, est en voie d'atrophie, tandis que la gauche a gagné un calibre considérable.

La veine droite peut encore souvent être suivie le long du bord du lobe médian sur un certain trajet, engagée en partie dans le lobe, en partie dans la paroi latérale du corps, mais elle se perd plus ou moins rapidement en avant. Dans la partie antérieure du bord droit on retrouve alors souvent de petits tronçons isolés, engagés en partie dans la paroi, en partie dans le tissu hépatique (V. fig. 21, 22, 23, 24, 25 et 26).

Chez ces embryons, on ne peut plus suivre cette veine jusqu'à l'extrémité antérieure du sinus veineux intra-hépatique.

La *veine ombilicale gauche*, au contraire, pénètre par la gauche, dans l'extrémité postérieure du lobe médian du foie.

Elle s'y dirige en avant et en haut, immédiatement à gauche du plan sagittal médian, et arrive ainsi très rapidement à la face dorsale du lobe. Elle s'y met en rapport avec la face interne de l'extrémité postérieure du lobe latéral gauche et, arrivée en avant de la région moyenne (zone B) de la cloison mésentérique, elle s'anastomose de gauche à droite avec la veine porte (V. fig. 22, 23, 24, 25 et 26).

L'anastomose de ces deux veines chez les embryons de 10 jours 1/2 à 11 jours se continuait directement en avant dans un sinus veineux intra-hépatique aussi étendu en largeur que l'anastomose elle-même, et l'on ne pouvait déterminer de limites entre les deux. Actuellement il n'en est plus de même : l'on peut très bien distinguer le sinus veineux intra-hépatique de l'anastomose des veines porte et ombilicale. Dans l'anastomose, on reconnaît naturellement très bien les deux troncs veineux qui la constituent, et c'est ainsi que la partie postérieure du lobe latéral gauche peut être dite en relation avec la veine ombilicale (V. plus loin et fig. 22).

Le *sinus intra-hépatique*, en avant de l'anastomose que nous venons d'étudier, a des dimensions beaucoup moins considérables que chez les embryons plus jeunes, et c'est dans le sens transversal qu'il est notablement réduit. Cette diminution de calibre du sinus est due à ce fait que le tissu hépatique du lobe droit a envahi la cavité de la portion droite ou omphalo-mésentérique du sinus au point de n'en laisser persister qu'une très petite partie au voisinage de la face inférieure du lobe. Actuellement toute cette partie du sinus intra-hépatique n'est plus qu'un large canal veineux anfractueux longeant la face dorsale du lobe médian sur la ligne médiane, mais s'y étendant surtout vers la gauche le long de la face interne et inférieure du lobe gauche et n'arrivant du côté droit que jusqu'à la partie interne de la face inférieure du lobe droit (V. fig. 21, pl. II).

Dans tout son trajet, ce sinus communique largement avec les canaux veineux et les capillaires de tous les lobes du foie. En avant il se dirige vers la droite et aboutit à l'extrémité antérieure du sinus intra-hépatique (V. fig. 20).

Comme chez les embryons de 11 jours 1/2 à 12 jours cette extrémité du sinus occupe les parties antérieures de la moitié droite du foie, ses parois anfractueuses sont formées par le tissu hépatique du lobe ventral et du lobe latéral droit. Il s'étend en effet largement à l'intérieur de ces deux lobes et ne communique qu'en dedans et en arrière avec le restant du sinus intra-hépatique. De toute part il est en relation avec les canaux veineux et les capillaires des lobes hépatiques qui le délimitent.

Telle est actuellement la conformation de cette extrémité antérieure du sinus dans la plus grande partie de son étendue, partout où il est en rapport avec du tissu hépatique; mais il se prolonge

dans le tissu conjonctif du bord antérieur du septum transversum et y gagne des parois beaucoup plus régulières. Il s'y continue en effet dans un large canal veineux qui, se dirigeant horizontalement en avant, se rapproche de la cavité péricardique, gagne la face inférieure de sa paroi supérieure et s'ouvre dans l'extrémité droite du sinus veineux proprement dit (V. fig. 19, pl. II).

Ce dernier est devenu très étroit dans la plus grande partie de son étendue. A droite seulement, sa cavité plus large communique en arrière avec le sinus veineux intra-hépatique, en avant avec le canal de Cuvier droit, à gauche avec le canal de Cuvier gauche, et en bas et en avant avec l'atrium.

De la description que nous venons de faire nous pouvons tirer la conclusion suivante :

Le sinus intra-hépatique s'est subdivisé en trois parties :

Une postérieure, l'anastomose de la veine porte et de la veine ombilicale ; une moyenne, que nous verrons devenir plus tard le canal veineux d'Arantius, et une antérieure faisant communiquer la précédente avec le sinus veineux proprement dit ; cette partie antérieure, peu modifiée, mérite seule encore le nom de sinus, qui rappelle son origine. Comme elle occupe la partie antérieure de la moitié droite du foie, on pourrait la désigner sous le nom de sinus intra-hépatique droit ; mais il met en communication le canal veineux d'Arantius avec le sinus proprement dit et il nous semble que le nom de sinus intermédiaire lui conviendrait mieux. Nous désignerons donc, à partir de maintenant, les trois portions du sinus intra-hépatique sous les noms de :

1° Tronc anastomotique ou anastomose de la veine porte et de la veine ombilicale ;

2° Canal veineux d'Arantius ;

3° Sinus intermédiaire.

Il nous reste à comparer ce sinus intermédiaire actuel à ce qu'il était chez les embryons de 11 jours 1/2 à 12 jours pour en comprendre la constitution.

Sa partie postérieure, engagée dans le lobe droit et le lobe médian du foie, communiquant à gauche et en arrière avec le canal veineux d'Arantius, est évidemment encore constituée par l'extrémité antérieure de la portion omphalo-mésentérique du sinus intra-hépatique, anastomosée avec l'extrémité antérieure de la veine ombilicale droite, cette partie est encore semblable à ce qu'elle était chez

les embryons de 11 jours 1/2 à 12 jours (V. p. 26, 3°, et comparer fig. 12 et 20, pl. II).

Mais la partie antérieure de ce sinus, celle qui traverse le bord antérieur du septum transversum et aboutit au sinus veineux proprement dit, cette partie-là demande quelques explications.

Si l'on compare cette région du foie et du septum transversum, chez les embryons de 12 jours 1/2 et chez les embryons de 11 jours 1/2 à 12 jours, on constate que le bord antérieur du septum transversum s'est assez bien développé d'arrière en avant et que sa face inférieure ou péricardique forme un plan oblique en haut et en avant, à la partie antérieure duquel se trouve maintenant transporté le sinus veineux proprement dit. Or, c'est dans cette partie antérieure du septum que, chez les embryons de 11 jours 1/2 à 12 jours, se trouvait engagée l'extrémité antérieure de la veine ombilicale droite qui, vers le haut, communiquait avec le sinus intra-hépatique, vers le bas, s'ouvrait dans le sinus veineux proprement dit. L'accroissement du bord antérieur du septum en avant a reporté dans cette direction l'embouchure inférieure de la veine ombilicale et l'a rendue antérieure d'inférieure qu'elle était. Au lieu de traverser le septum de haut en bas, la veine ombilicale le traverse maintenant d'arrière en avant et, comme la face inférieure du septum est oblique en arrière et en bas, la veine ombilicale, devenue horizontale, arrive encore mais obliquement à sa face inférieure.

Elle constitue donc la partie antérieure du sinus intermédiaire engagée dans le tissu conjonctif de la paroi supérieure du péricarde (comparer fig. 11 et 12 à fig. 19, pl. II).

Foie. — Le lobe médian du foie a continué à se développer. Par sa face ventrale entière, il est encore uni à la paroi abdominale inférieure et à la paroi supérieure du péricarde, mais il a crû aussi en épaisseur et il présente maintenant des faces latérales libres longeant les faces internes des parois latérales de l'abdomen. Il a de plus un peu refoulé vers le bas l'extrémité postérieure de la paroi péricardique supérieure et a donné ainsi à toute cette paroi une inclinaison plus marquée en arrière et en bas.

La diminution de calibre, l'atrophie partielle de la veine ombilicale droite, et l'accroissement au contraire de la veine gauche, ont eu leur influence sur le développement des deux moitiés du lobe médian; mais cette influence n'a pu se manifester que dans la partie postérieure de ce lobe et surtout dans la partie la plus libre, c'est-

à-dire dans les parties dorsales plus directement influençables par les veines qui y pénètrent.

La moitié gauche du lobe médian s'est manifestement plus développée que la droite et cette inégalité de développement se marque surtout à la face dorsale.

Là, le mésentère ventral, qui s'insérait auparavant sur la ligne médiane, est maintenant reporté vers la droite, et il en est de même du tube cystique, qui longe l'insertion du mésentère dans la gouttière de la face dorsale du lobe.

Ce transport du bord inférieur du mésentère ventral du côté droit est des plus marqué dans toute l'étendue des régions postérieures et moyennes de la cloison mésentérique, c'est-à-dire dans toute la partie du lobe médian située en arrière de l'anastomose de la veine ombilicale avec la veine porte ; en avant de ce point, l'inégalité du développement des deux moitiés du lobe médian doit évidemment s'arrêter (V. fig. 23, 24, 25, 26, pl. III).

Cette observation est intéressante parce qu'elle nous indique déjà où l'on doit chercher dans l'animal adulte la partie postérieure du mésentère ventral.

Le *lobe latéral gauche* s'est épaissi, s'est allongé et s'étend actuellement en avant jusqu'à l'extrémité postérieure du poumon gauche, en arrière jusqu'en regard de la région moyenne du mésentère, non loin de l'extrémité postérieure du lobe droit (V. fig. 24, pl. III, et fig. 19, pl. II).

Il a conservé sa forme primitive, mais, s'étant épaissi, son arête interne est devenue une face interne, du moins dans la plus grande partie de son étendue.

Il présente donc encore : une face supérieure libre moulée sur la face inférieure du tube digestif, une face externe libre en rapport avec la paroi abdominale, une face inférieure insérée sur la face dorsale du lobe médian, mais séparée d'elle par une scissure profonde dans sa partie externe. Enfin une face interne qui forme la paroi supérieure du canal veineux d'Arantius, dans presque toute son étendue. En arrière, au niveau de l'anastomose de la veine porte et de la veine ombilicale, cette face interne du lobe gauche répond à la paroi supérieure de la veine ombilicale (V. fig. 20, 21, 22, 23).

L'extrémité antérieure du lobe gauche arrive au pilier ventral de la membrane pleuro-péritonéale (V. fig. 19).

L'extrémité postérieure du lobe diminue de volume, redevient

prismatique triangulaire et, en arrière de l'anastomose de la veine porte et de la veine ombilicale, l'arête interne du lobe devient très effilée, tandis que sa face inférieure s'isole de plus en plus de la face dorsale du lobe médian. Bientôt, dans cette arête interne, ne pénètre plus de tissu hépatique et, à ce moment, l'extrémité postérieure de ce lobe, très réduite, se continue en dedans dans un véritable méso-péritonéal qui la relie au mésentère ventral (V. fig. 23 et 24, pl. III).

Ce méso fixe seul l'extrémité du lobe gauche, car il est libre sur toutes ses faces, la scissure qui séparait sa face inférieure du lobe médian étant devenue de plus en plus profonde et ayant pénétré en dedans jusqu'à la cloison mésentérique.

Cette extrémité du lobe gauche s'est donc développée d'avant en arrière et doit sa formation à la pénétration du tissu hépatique dans la crête du tissu conjonctif que nous avons observée sur les embryons plus jeunes à l'extrémité postérieure de ce lobe. Cette crête, insérée à la face dorsale du lobe médian, aboutissait aussi en arrière et en dedans à la face latérale gauche du mésentère ventral (V. p. 31 et 32 et fig. 15, pl. II).

Le *lobe latéral droit* s'est accru dans toutes ses parties antérieurement formées et en même temps s'est développé *en avant*, en pénétrant dans le méso-latéral et dans le pilier ventral de la membrane pleuro-péritonéale, *en arrière*, en pénétrant dans le prolongement caudal du méso-latéral et ébauchant ainsi le lobule de la veine cave inférieure.

Différentes modifications s'étant de plus produites dans sa constitution et ses rapports, nous devons reprendre en détail chacune de ses parties. Pour cela nous suivrons notre division précédente en la modifiant un peu et nous étudierons à ce lobe du foie une partie antérieure et une partie postérieure, attendu qu'il n'y a plus lieu d'y distinguer une portion moyenne (V. p. 29).

La *partie postérieure du lobe droit*, relativement aux dimensions de ce lobe et au volume de l'organe entier, est actuellement moins importante qu'elle ne l'était chez les embryons plus jeunes, elle ne constitue plus maintenant que l'extrémité postérieure du lobe. Développé le long de la paroi externe et de la paroi supérieure de la veine porte, le tissu hépatique laisse toujours libres les faces interne et inférieure de cette veine. Si, sous ce rapport, la partie postérieure du lobe droit n'est pas modifiée, des chan-

gements d'une autre nature ont considérablement transformé ses relations.

Et d'abord sa face supérieure est devenue libre dans toute son étendue.

Sa face interne s'est séparée de la face correspondante du tube digestif et est devenue libre également.

Enfin, à son extrémité antérieure, commence à s'avancer le méso-latéral sur sa face supérieure.

Voici ce qui s'est produit :

Le cul-de-sac transversal postérieur de la cavité hépato-entérique a progressé d'avant en arrière au-dessus de la portion intra-mésentérique du lobe droit du foie et l'a ainsi complètement isolé du mésentère dorsal. Ce processus avait déjà débuté chez les embryons de 11 jours 1/2 à 12 jours et le cul-de-sac cœlomique s'était déjà étendu de la région antérieure (zone C) à la partie antérieure de la région moyenne (zone B) de la cloison mésentérique. Actuellement, il a reculé encore et, traversant la région moyenne d'avant en arrière, il a rendu libre la face supérieure du lobe droit jusqu'à son extrémité postérieure (V. fig. 23 et 24).

D'autre part, le sillon profond qui, chez les embryons plus jeunes, séparait brusquement le lobe droit du foie de la face latérale du tube digestif à l'extrémité postérieure de la zone C, s'est étendu à son tour d'avant en arrière dans la région moyenne de la cloison mésentérique (zone B) et sépare actuellement ces deux organes jusque près de l'extrémité postérieure du lobe hépatique (V. fig. 23, 24, pl. III).

Ce sillon s'engage de haut en bas entre le tube digestif et le lobe hépatique jusqu'au mésentère ventral.

Cette séparation du lobe hépatique et du tube digestif s'explique aisément par l'inclinaison progressive vers la gauche du tube intestinal. Cette inclinaison rend peu à peu supérieure la face latérale droite de ce conduit, et l'écarte ainsi de haut en bas de la face interne du lobe hépatique et de la veine porte y contenue.

En arrière, cette séparation devient moins complète, la scissure devient de moins en moins profonde et quand le tissu hépatique s'arrête, la veine porte isolée se trouve de nouveau unie au tube intestinal (V. fig. 25).

Il faut enfin ajouter qu'une scissure profonde a pénétré de dehors en dedans, entre la face inférieure du lobe latéral et la face supé-

rieure du lobe médian jusqu'au-dessous de la veine porte. De la sorte la face inférieure de l'extrémité postérieure du lobe droit est devenue libre également (V. fig. 23 et 24, pl. III).

Cette portion postérieure du lobe droit présente donc actuellement à étudier quatre faces :

Une *face supérieure* libre qui est située en regard du prolongement caudal du méso-latéral.

Une *face externe*, libre également, et une *face inférieure* séparée de la face dorsale du lobe médian par une scissure externe profonde. Cette face se continue sans ligne de démarcation bien nette dans la face externe.

La *face interne*, libre dans la plus grande partie de son étendue, présente avec le tube intestinal les relations que nous venons d'étudier en détail. Mais il est une partie de ses connexions primitives que le changement de direction du tube digestif n'a pu influencer. C'est son union avec le mésentère ventral. Or l'insertion de ce dernier à la face dorsale du lobe médian du foie est reportée vers la droite, son insertion intestinale étant restée médiane. Il en résulte que les faces latérales de ce mésentère sont devenues obliques, la gauche regardant vers le bas, la droite étant en même temps supérieure. De là pour la partie inférieure de la face interne du lobe droit une disposition nouvelle. Elle regarde maintenant en dedans et en bas et constitue une face inféro-interne distincte unie à la face latérale droite et supérieure du mésentère ventral (V. fig. 23, 24, 25, pl. III).

La *partie antérieure* du lobe droit se distingue maintenant très nettement de la précédente par l'insertion du méso-latéral à sa face supérieure. Elle constitue la plus grande partie du lobe, commence en arrière à l'extrémité postérieure de la région antérieure de la cloison mésentérique (zone C), au niveau de l'anastomose de la veine porte et de la veine ombilicale, et s'étend en avant jusqu'à l'extrémité postérieure du poumon droit. Elle commence à pénétrer dans le pilier ventral de la membrane pleuro-péritonéale (V. fig. 20, 21, 22).

Cette partie antérieure du lobe droit comprend donc actuellement la partie antérieure et la partie moyenne de ce lobe des embryons de 11 jours 1/2 à 12 jours. Le bord postérieur du méso-latéral s'est accru d'avant en arrière à la face supérieure du lobe et l'a ainsi réunie à la portion correspondante de son prolongement caudal.

Quand on approche de la partie postérieure de cette union on la distingue encore nettement à cause de la présence de deux sillons, l'un externe, l'autre interne, persistant aux points d'union des deux parties (V. fig. 22, pl. II).

Il y a de plus, en ces points, une observation importante à faire : c'est que le tissu hépatique du lobe latéral envahit le bord inférieur de l'ancien prolongement caudal et qu'ainsi commence à se développer le futur lobe de la veine cave inférieure. Au milieu de ce tissu, on remarque en effet déjà un vaisseau plus volumineux que les capillaires du lobule. En avant il se continue dans le réseau capillaire du lobe droit, mais, en arrière, on peut le suivre, le voir pénétrer dans la partie postérieure du prolongement caudal encore uniquement constituée par du tissu conjonctif, on l'y voit se rapprocher peu à peu de la paroi dorsale du corps, y pénétrer enfin et s'y continuer dans la veine cardinale du côté droit. Ce petit vaisseau se développera plus tard considérablement et constituera une partie de la veine cave inférieure (V. fig. 22, 23, 24, 25).

En avant de cette extrémitè postérieure du méso-latéral, le tissu hépatique du lobe droit en a envahi le tissu conjonctif jusqu'au voisinage de son insertion dorsale, il a envahi aussi la plus grande partie de la cavité de la portion droite ou omphalo-mésentérique du sinus intra-hépatique et de la sorte s'est constitué un lobe hépatique volumineux et très compact auquel on peut encore distinguer quatre faces (V. fig. 20 et 21) :

Une face externe libre ;

Une face interne libre aussi et délimitant à droite la portion verticale de la cavité hépato-entérique;

Une face supérieure qui en dehors se continue insensiblement dans la face externe et en dedans est reliée à la paroi dorsale du corps par le bord supérieur du méso-latéral que n'a pas envahi le tissu hépatique ;

La face inférieure enfin est largement unie à la face dorsale du lobe médian. En dedans une petite portion restante de la partie droite ou omphalo-mésentérique du sinus intra-hépatique fait communiquer avec ce dernier le réseau capillaire du lobe. En dehors, une scissure peu profonde s'engage entre lui et le lobe ventral. A l'extrémité antérieure du lobe, le tissu hépatique n'a pas envahi la portion droite du sinus intra-hépatique et le sinus intermédiaire

que nous avons décrit occupe la portion inférieure du lobe droit, le reliant ainsi largement au médian.

Tube digestif. — Le mouvement de rotation du tube digestif autour d'un axe longitudinal passant par son bord inférieur a continué et s'est étendu maintenant jusque dans la région moyenne de la cloison mésentérique. En même temps le tube intestinal a grandi, s'est allongé, a gagné un calibre plus considérable, surtout dans une partie de son étendue et les différentes portions du tube digestif, qui parcourent le trajet qui nous occupe, se distinguent maintenant beaucoup mieux qu'aux phases précédentes, mais ne se délimitent pas encore nettement.

Ainsi l'œsophage se distingue de l'estomac parce que ce dernier possède maintenant une grande courbure et un grand cul-de-sac assez net, mais rien ne différencie encore nettement la portion pylorique de l'estomac de la première portion du duodénum qui lui fait suite. Et ce dernier, reconnaissable depuis longtemps, par les embouchures des canaux hépatique et pancréatique, n'a encore ni limite supérieure ni limite inférieure.

Toute la partie antérieure de l'estomac est bien caractérisée. Le grand cul-de-sac, la grande courbure (bord supérieur et externe) sont bien développés vers la gauche.

La petite courbure (bord inférieur) est médiane, inférieure et interne par rapport à la précédente.

Des deux faces, plus étendues maintenant, la droite est en même temps manifestement supérieure et la gauche regarde fortement vers le bas.

Dans la partie postérieure de l'estomac, ces dispositions s'accentuent encore et le mouvement de rotation du tube digestif s'est même étendu à la partie du duodénum qui lui fait suite.

Dans cette partie du tube digestif, l'estomac se continue sans ligne de démarcation dans le duodénum et, de la sorte, en avant de l'embouchure du canal cholédoque dans ce dernier, se distingue une portion du tube digestif à laquelle nous donnerons le nom de *gastro-duodénum* ou de *portion gastro-duodénale.* Cette partie, rétrécie en arrière, se dilate d'arrière en avant en infundibulum aplati d'ailleurs comme l'estomac. Le bord interne de l'estomac se continue directement d'avant en arrière dans le bord interne et droit du gastro-duodénum et du duodénum. Le bord externe ou grande courbure se dirige au contraire très obliquement en arrière

et en dedans pour se prolonger dans le bord gauche externe du gastro-duodénum.

Au niveau de l'embouchure du canal cholédoque dans le duodénum, ce dernier a subi un mouvement de rotation de près de 90°, son bord inférieur est droit, son bord supérieur est gauche, dans le bord gauche se continue le bord correspondant de gastro-duodénum. C'est au bord droit qu'aboutit le canal cholédoque (V. fig. 25, pl. III). En arrière de cette embouchure, le duodénum devient beaucoup plus étroit, reprend peu à peu son orientation primitive, son bord gauche redevient supérieur et le canal du pancréas dorsal y aboutit. Plus en arrière encore l'intestin devient circulaire.

On peut donc brièvement résumer les modifications qu'a subies le tube intestinal en disant :

Que, depuis le grand cul-de-sac en avant, jusqu'à l'embouchure du canal cholédoque en arrière, la cavité digestive s'est considérablement agrandie et que dans la partie postérieure de ce trajet (partie gastro-duodénale) elle a pris la forme d'un infundibulum dont la petite extrémité postérieure se continue dans le reste de l'intestin.

Cet agrandissement s'est surtout manifesté le long du bord supérieur et externe du tube intestinal et a encore accentué le mouvement de rotation de ce dernier. Ce mouvement s'est même étendu à la partie antérieure du duodénum.

Cloison mésentérique et cavité hépato-entérique. — Dans toute l'étendue de la région antérieure de cette cloison, les dispositions sont actuellement les mêmes et il n'y a plus lieu d'y distinguer les différentes zones C, D, E, si caractéristiques aux phases précédentes.

Le méso-latéral, très étendu d'avant en arrière, s'insère dans cette région entière sur la face dorsale du lobe latéral droit du foie. Le tissu hépatique a envahi son tissu conjonctif jusqu'au voisinage de son bord supérieur et ce dernier reste à l'état de méso reliant le foie à la paroi dorsale du corps. Cette extension du méso est due à la progression de son bord postérieur en arrière et à l'union qu'il amène ainsi entre le prolongement caudal du méso et la face dorsale du lobe qui longe son bord inférieur (V. fig. 20, 21, 22, pl. II).

D'autre part, le développement qu'a pris l'estomac a encore accentué son mouvement de rotation et le transport de son bord supérieur vers la gauche; de là l'extension dans ce sens de la cavité hépato-entérique et du mésogastre dorsal.

La cavité hépato-entérique est maintenant complète dans toute cette région et la distinction d'une portion horizontale et d'une portion verticale est encore plus aisée qu'auparavant. On peut cependant faire remarquer que, dans la partie postérieure de cette région, la partie verticale de la cavité est en réalité constituée de deux parties, une supérieure, appartenant réellement à cette cavité, l'ancienne gouttière cœlomique, et une inférieure qui n'est que la scissure qui séparait antérieurement la face interne du lobe droit du foie, de la face latérale droite du tube digestif (V. fig. 22, pl. II).

Cette partie postérieure de la région est constituée par les anciennes zones C, D, modifiées par la progression du méso-latéral et la pénétration du tissu hépatique à son intérieur et à l'intérieur de son prolongement caudal.

A l'extrémité antérieure de cette région, la cavité hépato-entérique ne pénètre plus le long de la paroi stomacale jusqu'à sa grande courbure et se réduit peu à peu à sa partie verticale. Celle-ci même diminue de hauteur et se prolonge en avant le long de l'œsophage jusqu'au voisinage de l'extrémité postérieure du poumon droit. Au niveau de l'œsophage, cette partie de la cavité, peu étendue, est oblique de haut en bas et de droite à gauche et le méso-latéral qui la délimite en bas et en dehors se confond en partie avec la face dorsale du septum transversum ou plutôt de la membrane pleuro-péricardique (V. fig. 19, pl. II). Plus en arrière, au niveau du grand cul-de-sac de l'estomac, la grande courbure est nettement caractérisée, fortement inclinée vers la gauche, mais la portion verticale de la cavité hépato-entérique existe seule, et il n'y a pas de mésogastre dorsal isolé, tendu de la paroi supérieure du corps à la grande courbure (V. fig. 20, pl. II).

Dans cette région, le mésentère ventral, mince, membraneux, est inséré sur la face dorsale du sinus intra-hépatique et de l'anastomose des veines porte et ombilicale gauche (V. fig. 20 à 22).

La *région moyenne* a subi de telles modifications qu'elle doit maintenant être subdivisée en deux parties, une antérieure contenant les canaux hépatiques, et une postérieure contenant le pancréas dorsal. Cette subdivision est rendue nécessaire par ce fait que le cul-de-sac postérieur de la cavité hépato-entérique a suivi le pancréas dorsal dans son recul, et parcourt maintenant toute la portion hépatique de cette région. Il s'arrête juste à la limite antérieure de la portion pancréatique. Cet envahissement de la région

moyenne par le cul-de-sac cœlomique postérieur avait déjà commencé sur les embryons de 11 jours 1/2 et 12 jours (V. fig. 15, pl. II), et c'est la continuation de ce processus qui accentue la subdivision de cette région. A la limite des deux moitiés aboutissent d'une part l'extrémité postérieure du lobe droit, d'autre part l'extrémité antérieure du pancréas. Cette limite même est donnée exactement par l'extrémité postérieure de la cavité hépato-entérique. Nous allons voir dans un moment qu'elle répond au bord antérieur libre du méso-duodénum. On peut assez bien s'expliquer ces modifications de la cloison mésentérique par l'accroissement du tube digestif dans cette région et le développement de la portion gastro-duodénale de ce dernier. C'est, en effet, le long du bord externe gauche du tube intestinal que l'accroissement des parois a dû être le plus considérable pour étendre la cavité digestive vers la gauche et lui donner sa forme d'infundibulum. De là pour le mésentère dorsal un accroissement simultané en longueur et le recul de la partie postérieure de ce dernier qui contient le pancréas.

D'autre part, le mésentère ventral a dû lui aussi prendre part à cet allongement, seulement il est fixé dans sa position par les rapports étroits qu'il présente avec le foie. Il s'est allongé, le lobe droit du foie qui y est engagé s'est étendu et est devenu moins volumineux (comparer fig. 15, 16, pl. II, aux fig. 23 et 24, pl. III), mais tout ce mésentère ventral a été maintenu en avant de la partie dorsale qui reculait et de la sorte s'est effectuée cette division que nous avons constatée dans la région moyenne de la cloison mésentérique. La partie antérieure hépatique de cette subdivision continuera à être désignée sous le nom de région moyenne, parce que la partie postérieure pancréatique se confond maintenant avec la véritable région postérieure. Seulement pour rappeler le fait nous nommerons la partie antérieure région moyenne zone B′ et la partie postérieure confondue avec la suivante, région postérieure zone B′ A.

Dans cette région moyenne ainsi réduite, la formation du gastro-duodénum et sa forte inclinaison vers la gauche ont eu une influence très grande sur la cloison mésentérique.

La face latérale droite du tube digestif étant devenue supérieure, son revêtement mésentérique (portion moyenne du mésentère) s'est confondu en grande partie avec le mésentère dorsal.

La face latérale gauche étant devenue inférieure, son revêtement regarde vers le bas. Quant au mésentère ventral, son bord inférieur

étant fortement reporté vers la droite, tandis que son bord supérieur reste médian, il en est résulté que sa face latérale droite est en même temps supérieure et sa face latérale gauche en même temps inférieure.

Le *mésentère dorsal* s'élargit considérablement vers le bas et surtout du côté gauche. Il déborde même de ce côté le bord externe du tube digestif et pousse en dehors de lui une crête saillante qui se prolonge tout le long de ce bord oblique en arrière et en dedans. Nous lui donnerons le nom de *crête épiploïque* (V. fig. 25, pl. III).

Dans ce mésentère dorsal pénètre de droite à gauche le cul-de-sac postérieur de la cavité hépato-entérique. Ce cul-de-sac qui, sous forme de fente horizontale, avait, chez les embryons plus jeunes, commencé à envahir cette région du mésentère, la traverse maintenant d'arrière en avant dans toute son étendue suivant ainsi le pancréas dans son recul. Ce cul-de-sac cœlomique passe ainsi au-dessus du lobe latéral droit du foie, au-dessus du tube intestinal et pénètre vers la gauche jusque dans la crête épiploïque. Elle y pénètre profondément et la divise ainsi en deux feuillets, un supérieur et un inférieur, qui se continuent entre eux en limitant le cul-de-sac vers la gauche.

Le mésentère dorsal est ainsi divisé en deux parties, une inférieure qui revêt la face supérieure du tube intestinal et du lobe latéral droit du foie, et une supérieure qui constitue, à droite, le prolongement caudal de méso-latéral, à gauche, le mésogastre dorsal. Mais ce dernier, très long, partant de la ligne médiane, ne s'étend plus directement au bord externe du tube intestinal, il le déborde en dehors, puis se replie en dedans pour y aboutir et s'y insérer. Il forme ainsi en dehors du tube intestinal une saillie qui est le début du grand épiploon (V. fig. 25).

Portion moyenne de la cloison. — L'inclinaison si marquée du tube digestif vers la gauche a écarté sa paroi latérale droite de la face correspondante de la veine porte et du lobe latéral droit du foie. De là la séparation progressive de ces organes. Actuellement le sillon qui les séparait dans la région antérieure (zone C) s'est étendu d'avant en arrière, à travers la région moyenne, jusque tout près de l'extrémité postérieure du lobe droit. Cette dernière et la veine porte ne restent plus en relation avec la face latérale du tube digestif qu'à l'extrémité postérieure de la région (V. fig. 23, 24, 25, pl. III).

Mésentère ventral. — Nous avons vu tout à l'heure quelle est sa situation. Le sillon qui sépare le lobe droit du foie de la face latérale du tube digestif s'engageant dans la cloison mésentérique jusqu'au bord inférieur du tube intestinal divise en avant le mésentère ventral en deux parties, une supérieure et gauche, très courte et amincie, insérée sur le bord inférieur du tube intestinal, et une inférieure notablement plus épaisse, insérée sur la face dorsale du lobe médian du foie et engagée dans la gouttière que cette dernière lui présente; cette portion épaissie du mésentère ventral contient en avant les canaux hépatiques à leur sortie du foie. En arrière ces canaux se continuent dans deux conduits qui s'écartent l'un de l'autre et se dirigent l'un vers le tube digestif, l'autre vers l'extrémité postérieure du lobe médian du foie. Le premier, le canal cholédoque, occupe la partie supérieure et gauche du mésentère ventral; le second, le tube cystique, longe son bord inférieur et droit. Quand ils approchent de leurs extrémités terminales, un étranglement se produit entre eux dans la cloison mésentérique. Elle s'amincit considérablement vers le bas, tandis qu'elle s'épaissit en haut et à gauche. De la sorte, dans la partie postérieure de cette région, pour deux raisons, le mésentère ventral présente une disposition toute différente de celle que nous avons trouvée en avant. Il s'amincit dans sa partie inférieure au-dessus de son insertion hépatique et s'épaissit au contraire vers le haut, parce qu'il contient le canal cholédoque et que, en ce point, la veine porte y est unie, s'accole à l'extrémité droite de la face supérieure du tube intestinal (V. fig. 23, 24, 25, pl. III).

Telle est la configuration de ce mésentère ventral. Quels sont maintenant les rapports de ses faces latérales?

Du côté gauche et en avant la partie épaisse du mésentère se continue dans le méso interne de l'extrémité postérieure du lobe latéral gauche du foie (V. fig. 23).

Du côté droit, sur les embryons plus jeunes, le mésentère était intimement uni à la veine porte et au lobe latéral droit du foie. Cette union persiste encore et la portion épaisse du mésentère ventral le long de sa face latérale droite devenue supérieure est toujours unie à la face inféro-interne de la veine porte et du lobe latéral droit du foie. Cette union existe dans toute l'étendue du mésentère ventral et du changement de position de ses faces il résulte qu'actuellement les canaux hépatiques et le canal cholé-

doque longent la face inférieure de la veine porte et du lobe hépatique. Du côté gauche, au contraire, le méso du lobe hépatique s'arrête déjà dans la partie antérieure de la région (V. fig. 23, 24, pl. III).

Dans cette région il ne nous reste plus à parler que du *prolongement caudal du méso-latéral.* Ce dernier, fort épaissi, s'est développé d'avant en arrière au-dessus du lobe latéral droit du foie et s'avance maintenant jusqu'à l'extrémité postérieure de cette région. A son intérieur, le long de son insertion dorsale, on remarque la veine cave inférieure. Enfin il faut ajouter que, gêné par le lobe du foie dans son développement vers le bas, il fait surtout une saillie, prononcée vers la droite (V. fig. 23, 24, 25).

Région postérieure (zone B'A). — Dans cette région, en arrière de l'embouchure du canal cholédoque dans l'intestin, ce dernier se rétrécit rapidement et se dirige d'arrière en avant sur la ligne médiane. Dans la partie antérieure de son trajet, il est à son tour entraîné dans le mouvement de rotation du tube intestinal. Mais ce mouvement se produit ici autour de l'axe passant par le centre de la cavité intestinale et a pour résultat de porter le bord inférieur de ce dernier vers la droite et son bord supérieur vers la gauche. En arrière, ces bords reviennent peu à peu à leur situation primitive au niveau de l'anastomose dorsale de l'anneau veineux péri-intestinal et plus en arrière encore la coupe du tube intestinal devient circulaire.

De ce mouvement de rotation de l'intestin autour de son axe il résulte que d'arrière en avant on voit se modifier la portion moyenne de la cloison mésentérique, et on la voit passer peu à peu dans le mésentère dorsal et dans le mésentère ventral de cette cloison; elle ne persiste qu'au niveau des bords droit et gauche du tube digestif.

Cette disposition a une autre conséquence encore : la veine porte, située chez le plus jeune embryon dans le revêtement latéral droit du tube intestinal à ce niveau, passe actuellement le long de son bord droit et de sa face supérieure dans le mésentère dorsal (V. fig. 26, pl. III).

Le *mésentère dorsal,* très étendu dans le sens vertical, s'élargit considérablement vers le bas à une petite distance de son insertion supérieure. Il s'étend ainsi surtout vers la gauche, parce que la crête épiploïque qui, dans la région précédente, déborde le bord gauche du tube digestif, se prolonge dans cette région jusqu'au

niveau de l'anastomose dorsale de l'anneau veineux péri-intestinal. Elle y forme une saillie très prononcée qui s'efface peu à peu en arrière et qui se continue, en dedans, surtout avec le mésentère dorsal (V. fig. 26, pl. III).

Dans ce dernier ainsi développé se trouvent logés :

1° En arrière l'anastomose dorsale de l'ancien anneau veineux péri-intestinal;

2° Plus en avant la partie postérieure de la veine porte et, l'entourant, le pancréas. Ce dernier pénètre de plus à gauche dans la crête épiploïque que nous venons de décrire;

3° Enfin, dans la partie antérieure de cette région, pénètre d'avant en arrière la partie postérieure du cul-de-sac transversal de la cavité hépato-entérique. Ce cul-de-sac postérieur, en effet, sous forme de fente transversale et horizontale, a non seulement traversé toute la région moyenne B′ de la cloison mésentérique, mais commence à pénétrer dans la région postérieure. Seulement, dans cette dernière, le cul-de-sac ne pénètre que dans la partie gauche du mésentère dorsal et particulièrement dans la crête épiploïque qui lui donne son grand développement (V. fig. 26, pl. III).

La partie droite ou plutôt médiane du cul-de-sac hépato-entérique, son entrée si l'on veut, s'arrête, en avant de son extrémité gauche, à la limite antérieure de la région. De la sorte la portion médiane du mésentère dorsal reste intacte en arrière d'elle et s'étend sans interruption de son insertion dorsale à la face supérieure du tube intestinal. Cette portion du tube digestif est une partie du duodénum futur; nous pouvons donc donner à son mésentère dorsal le nom de méso-duodénum, et à l'extrémité antérieure de ce méso délimitée par l'entrée du cul-de-sac hépato-entérique le nom de bord antérieur libre du méso-duodénum.

Le cul-de-sac cœlomique pénètre en effet dans le mésentère dorsal en avant de ce bord, puis, arrivé à sa gauche, se prolonge en arrière dans la partie gauche du mésentère.

Cette disposition a très bien été décrite par M. Brachet. C'est lui qui a donné ce nom au bord antérieur du méso-duodénum et qui a décrit le prolongement gauche de la cavité hépato-entérique sous le nom de cul-de-sac postérieur de cette cavité. Nous pourrons lui conserver ce nom parce qu'elle va en effet être, à partir de maintenant, la seule partie encore progressive du véritable cul-de-sac postérieur que nous avons décrit jusqu'à présent.

Le fond de ce cul-de-sac engagé surtout dans la crête épiploïque du mésentère dorsal, y pénètre jusqu'au voisinage du pancréas et s'engage même un peu au-dessous de ce dernier. Il divise ainsi le mésentère dorsal et la crête épiploïque à gauche de sa partie médiane en deux feuillets, qui se continuent entre eux le long du bord gauche et postérieur de la crête. Ces deux feuillets sont les extrémités postérieures du mésogastre dorsal, mais nous ferons remarquer que dans cette région le feuillet supérieur se continue en dedans non plus avec le prolongement caudal du méso-latéral, mais avec la face latérale gauche du méso-duodénum (V. fig. 26, pl. III).

Le *mésentère ventral* se divise encore ici en deux parties : une supérieure, épaisse, assez large, qui tapisse la face inférieure du tube intestinal, et une inférieure, mince, membraneuse, qui se dirige vers la droite et s'insère à la face dorsale du lobe médian du foie. Le tube cystique s'arrête dans la partie antérieure de son bord inférieur.

Ce mésentère ventral s'étend encore en arrière jusqu'à l'extrémité postérieure du lobe médian du foie.

Tableau résumé. — *Région postérieure*, zone B'A. — Comprend actuellement la région postérieure zone A et la partie postérieure de la région moyenne.

Partie inférieure du *mésentère dorsal* épaisse et présentant à gauche la partie postérieure de la crête épiploïque (V. fig. 26). Dans cette portion du mésentère dorsal, origine de la veine porte à l'anastomose dorsale de l'ancien anneau veineux péri-intestinal et trajet ultérieur de la veine au travers du pancréas le long du bord droit et de la face dorsale du tube intestinal.

Pancréas s'étendant à gauche dans la crête épiploïque.

Et en avant partie gauche du cul-de-sac postérieur de la cavité hépato-entérique s'engageant déjà un peu au-dessous du pancréas dans la crête épiploïque.

Cette crête divisée ainsi en deux feuillets est l'origine du grand épiploon et le prolongement postérieur du mésogastre dorsal.

Portion moyenne de la cloison, fort réduite le long des bords droit et gauche du tube intestinal.

Mésentère ventral se divise en deux parties : une supérieure épaisse revêtant la face inférieure du tube intestinal, et une inférieure, mince, membraneuse, insérée vers la droite à la face supé-

rieure du lobe médian du foie. Cette partie membraneuse s'étend jusqu'à l'extrémité postérieure de ce lobe et ne contient le tube cystique que dans sa partie antérieure.

Région moyenne, zone B' : n'est plus constituée que par la portion antérieure de l'ancienne région moyenne (V. fig. 23 à 25).

Mésentère dorsal : fortement élargi vers le bas; s'étend surtout à gauche dans la crête épiploïque, se confond en bas avec le revêtement latéral droit devenu supérieur du gastro-duodénum.

Cul-de-sac postérieur de la cavité hépato-entérique pénétrant dans ce mésentère jusqu'à la crête épiploïque vers la gauche. Mésogastre dorsal étendu (V. fig. 23, 24, 25).

Portion moyenne de la cloison : contient le gastro-duodénum, ce dernier étant très fortement incliné vers la gauche; le feuillet latéral droit du mésentère est devenu supérieur, le feuillet gauche est devenu inférieur. De plus la face latérale droite du gastro-duodénum s'est séparée du lobe droit du foie et de la veine porte, et ces organes ne présentent plus de relation avec cette portion moyenne de la cloison mésentérique.

Mésentère ventral : bord supérieur devenu bord gauche, bord inférieur devenu bord droit, face latérale droite devenue supérieure, face latérale gauche devenue inférieure. Dans l'épaisseur du mésentère ventral, canaux hépatiques.

Dans sa partie antérieure le feuillet inférieur se continue dans le méso de l'extrémité postérieure du lobe latéral gauche (V. fig. 23 et 24).

Le feuillet droit supérieur semble former à lui seul le revêtement de la veine porte et du lobe latéral droit du foie (V. fig. 23 et 24).

Le *prolongement caudal* du méso-latéral a progressé dans la région, contient le segment postérieur de la veine cave et commence à être envahi par le tissu hépatique.

Région antérieure, zone CDE (fig. 19 à 22). — Il n'y a plus lieu de distinguer ces trois zones, la disposition caractéristique de la zone E s'étant étendue aux deux zones postérieures. Le méso-latéral s'est étendu sur la face supérieure du lobe latéral droit dans toute cette région.

Il est pénétré par le tissu hépatique. Dans le foie, en arrière, anastomose de la veine porte et de l'ombilicale gauche. En avant, sinus intermédiaire. Entre ces deux parties, canal veineux d'Arantius.

Embryons de 13 jours 1/2.

Dans la région occupée par le foie, la cavité abdominale, grandie en tous sens, s'est cependant surtout développée transversalement et verticalement. Les parois latérales du corps décrivent actuellement des courbes très prononcées à concavité interne, se sont développées vers le bas et ont ainsi reporté dans cette direction différentes insertions antérieurement tout à fait latérales. Il en est ainsi par exemple de toutes les parties postérieures de la paroi péricardique supérieure. Aussi cette paroi est-elle devenue beaucoup plus oblique vers le bas et forme-t-elle actuellement une paroi manifestement postérieure et supérieure qui se continue à angle beaucoup moins aigu avec la paroi inférieure. Toute la cavité péricardique a subi d'ailleurs une réduction relative dans ses dimensions. Cette réduction, étudiée par Uskow, a été reconnue aussi par M. Brachet. Ces changements dans la configuration de la cavité abdominale ont marché de pair avec le développement du foie. Lui aussi s'est développé dans le sens vertical et transversalement. Cela s'observe nettement sur les différents lobes plus développés dans ces sens et se remarque surtout à la profondeur des scissures qui s'engagent entre eux dans l'épaisseur de l'organe. On le remarque encore aux particularités du lobe médian, qui s'est accru sur les côtés, librement, dans la cavité abdominale, en dehors de sa paroi inférieure, avec laquelle il n'est plus uni que suivant uné zone médiane relativement peu large et qui s'arrête à une certaine distance de l'ombilic (V. fig. 27 à 31, pl III).

Mais il semble de plus que ce développement du foie n'a pas marché aussi rapidement que celui de la cavité qui le contient et que l'organe, intimement uni à la paroi péricardique, a été en partie entraîné mécaniquement par cette paroi dans la direction nouvelle qu'elle a prise. Cela expliquerait une partie des changements produits dans les rapports actuels de l'organe. Ainsi la face supérieure du lobe médian chez les embryons de 12 jours 1/2 était légèrement oblique en arrière et en bas. Actuellement, sur les embryons de 13 jours 1/2, elle est devenue beaucoup plus oblique vers le bas et se rapproche de la direction verticale, dans sa partie postérieure surtout.

Il est d'autres modifications encore que nous pourrions indiquer maintenant, mais sur lesquelles nous devrons revenir à propos du tube intestinal. Nous en ajournerons l'étude jusqu'alors.

Foie. Après ce que nous en avons dit il n'y a qu'un moment, après l'étude que vient d'en faire M. Brachet, il ne nous reste guère qu'à décrire les veines et le sinus veineux qui le parcourent. Nous résumerons rapidement les différentes modifications qu'il présente.

Le *lobe médian* s'est surtout développé en largeur et en épaisseur; sa face ventrale commence à se séparer latéralement de la paroi abdominale inférieure.

Son extrémité antérieure avec les portions voisines des lobes latéraux s'engagent dans la membrane pleuro-péricardique. Enfin le tissu de ce lobe pénètre aussi de chaque côté dans les membranes péritonéo-péricardiques. (Voir *Recherches sur le développement du foie et du diaphragme chez le lapin*, par M. Brachet, *Journal de l'anatomie*, 1895.)

Le *lobe latéral gauche* a augmenté de volume dans toutes les directions; avec le lobe médian, il s'engage dans la membrane pleuro-péricardique; son extrémité antérieure avance dans le pilier ventral de la membrane pleuro-péritonéale et son tissu épithélial pénètre dans le tissu conjonctif, qui, revêtant la face latérale gauche de l'œsophage, s'étend de l'extrémité postérieure du poumon au grand cul-de-sac de l'estomac. L'extrémité postérieure du lobe gauche est plus épaisse et est toujours reliée au mésentère ventral par un méso assez fort maintenant. Elle se termine par une extrémité libre saillante en arrière.

Le *lobe latéral droit* s'est accru en avant en pénétrant dans la membrane pleuro-péricardique et en s'engageant plus avant dans le pilier ventral de la membrane pleuro-péritonéale, mais c'est dans sa partie postérieure qu'il présente les modifications les plus intéressantes pour nous.

1° Et d'abord, en même temps que la veine cave s'y développait, le tissu hépatique de ce lobe a envahi d'avant en arrière le prolongement caudal du méso-latéral dans toute son étendue. Or ce dernier s'est allongé d'avant en arrière jusque le long de la face latérale droite du méso-duodénum. Le tissu hépatique, en l'envahissant, a constitué ainsi un lobule de la veine cave inférieure (V. fig. 32, 33 34, pl. III) ; en respectant le bord supérieur de ce prolongement caudal, le tissu hépatique a laissé le long de son insertion à la paroi dorsale du corps et à la face latérale du méso-duodénum une partie du méso intacte simplement formée de tissu conjonctif dans lequel s'engage le pourtour inférieur de la veine cave inférieure. Cette

insertion forme le méso de ce lobe spécial du foie et constitue l'extrémité postérieure du méso-latéral définitif.

2° Le tissu hépatique, en pénétrant dans le bord postérieur du méso-latéral, a fait reculer ce bord d'avant en arrière jusque tout près de l'extrémité postérieure du lobe, et a ainsi amené l'union du lobe de la veine cave inférieure et de la face dorsale du lobe droit jusque immédiatement en avant du bord antérieur libre du méso-duodénum. Deux sillons, un externe, un interne, marquent encore nettement la zone d'union de ces deux parties (V. fig 31 et 32, pl. III).

En ce point, c'est-à-dire immédiatement en avant de ce bord du méso-duodénum, ces deux parties du lobe droit se séparent ; le lobe de la veine cave inférieure longe d'avant en arrière la face latérale droite du méso-duodénum. L'extrémité postérieure proprement dite du lobe droit se prolonge encore un peu le long de la face latérale droite de la veine porte, c'est-à-dire que le tissu épithélial a pénétré d'avant en arrière dans le revêtement mésentérique de cette face de la veine et y a formé un lobule extrême appendu à sa face latérale jusqu'à son entrée dans le méso-duodénum (V. fig. 33 et 34, pl. III).

3° Enfin, en avant du bord antérieur libre du méso-duodénum, la face interne du lobe latéral fait saillie à l'intérieur de la cavité hépato-entérique et constitue le lobe de Spiegel, qui est déjà assez bien développé. Ce dernier, engagé dans la cavité au-dessus du mésentère ventral, au-dessous de la paroi dorsale du corps, présente une face postérieure libre concave moulée sur le bord antérieur, libre aussi, du méso-duodénum. Ainsi donc cette face et ce bord délimitent une fente qui n'est autre que la partie profonde de l'hiatus de Winslow (V. fig. 31, 32, 33 et 34, pl. III).

Sinus veineux et veines du foie. La *veine ombilicale droite* est actuellement tellement atrophiée qu'il n'y a plus lieu de s'en occuper.

La *veine ombilicale gauche*, très volumineuse, pénètre dans l'extrémité postérieure du lobe médian immédiatement à gauche de la ligne médiane. Elle se dirige en avant et en haut, longeant d'abord, dans l'épaisseur du lobe, sa face postérieure et supérieure ; bientôt son pourtour supérieur arrive ainsi à cette face dorsale du lobe hépatique. A sa terminaison, elle s'anastomose avec la veine porte. Cette anastomose, très étendue transversalement, communique avec de larges canaux veineux qui se ramifient en tous sens dans le lobe médian et dans le lobe latéral gauche et se continue en avant dans

le canal veineux d'Arantius. C'est surtout du côté droit que cette continuité s'établit, et il semble que ce soit surtout la veine ombilicale qui se prolonge en avant dans ce canal (V. fig. 29, 30, 31, pl. III).

Le *canal veineux d'Arantius*, d'un calibre considérable, se dirige en avant le long de la face dorsale du lobe médian, engagé surtout dans la moitié gauche de ce lobe et dans la face interne du lobe latéral gauche devenu beaucoup plus épais qu'auparavant Ce canal déborde cependant la ligne médiane vers la droite, de façon à longer en même temps la partie interne de la face inférieure du lobe latéral droit.

Il est donc resté tel que nous l'avons décrit chez les embryons de 12 jours 1/2. Mais ce n'est que dans la portion initiale, postérieure de son trajet qu'il en est ainsi. Bientôt, de la face inférieure du lobe droit s'approche la veine cave inférieure, et les deux vaisseaux communiquent largement entre eux de façon à constituer un nouveau sinus veineux qui a beaucoup d'analogie avec le sinus veineux intra-hépatique que nous avons décrit chez les embryons de 11 jours 1/2 et 12 jours (V. fig. 28 et comparer à fig. 13, pl. II.)

Il s'étend comme lui transversalement de l'intérieur du lobe droit à l'intérieur de la moitié gauche du lobe médian. Sa partie gauche longe encore la face interne du lobe latéral gauche, tandis que sa partie droite occupe la partie inférieure et interne du lobe droit. Sur la ligne médiane, sa paroi supérieure forme la face dorsale du foie, et cela dans une zone assez étendue pour qu'elle donne insertion non seulement au mésentère ventral, mais encore au méso-latéral. De toutes parts enfin ce sinus se continue dans de larges canaux veineux qui se ramifient dans les trois lobes du foie.

Enfin si, partant de son extrémité postérieure, on suit maintenant, d'arrière en avant, les deux vaisseaux qui le constituent par leur réunion et le sinus qui leur fait suite, on peut, dans le sinus même, continuer à distinguer une partie gauche dans laquelle se continue le canal veineux d'Arantius et une partie droite dans laquelle se continue la veine cave inférieure.

Le sinus semble constituée par ces deux troncs veineux marchant parallèlement l'un à l'autre et fusionnés entre eux le long des parois juxtaposées.

Ce sinus nouveau, se dirigeant d'arrière en avant, arrive bientôt à l'extrémité antérieure du foie et, dans la partie droite de l'organe,

se continue sans ligne de démarcation aucune dans le *sinus intermédiaire*. Celui-ci est un large canal veineux qui s'engage maintenant horizontalement d'arrière en avant dans le bord antérieur du septum transversum ou plutôt de la membrane pleuro-péricardique. Circonscrit par des parois de tissu conjonctif, il a sur les coupes une forme ovalaire allongé transversalement.

La membrane pleuro-péricardique étant oblique en avant et en haut, ce canal la traverse horizontalement et arrive ainsi à sa face inférieure et antérieure, dans la cavité péricardique; il y aboutit au *sinus veineux proprement dit*, considérablement réduit.

Le sinus intermédiaire est donc actuellement bien délimité dans toute la partie antérieure de son trajet et y constitue le *segment antérieur de la veine cave*. En arrière, à l'intérieur du foie, il se continue actuellement dans le sinus veineux que forment le canal d'Arantius et la veine cave inférieure (V. fig. 27).

Il nous reste à voir comment se comporte le segment postérieur de cette dernière veine.

Nous avons constaté la première apparition de cette partie de la *veine cave inférieure* sur l'embryon de 12 jours 1/2 dans le prolongement caudal du méso-latéral. Cette petite veine s'est considérablement développée en même temps que le tissu hépatique dans l'épaisseur de ce prolongement. Elle s'est trouvée ainsi, dans le lobule qui porte son nom, engagée dans le tissu hépatique et en même temps dans le restant du méso qui le fixe à la paroi dorsale du corps. En arrière, elle se continue dans la veine cardinale droite. En avant, elle a pénétré de proche en proche, d'arrière en avant, dans le lobe latéral le long de son méso-dorsal, au-dessus de la veine porte, dont elle reste nettement séparée par une masse de tissu hépatique. Elle avance ainsi le long de la face dorsale du lobe latéral jusqu'en avant de l'anastomose de la veine porte et de la veine ombilicale. Alors elle traverse le lobe droit de haut en bas et d'arrière en avant, se rapproche de sa face inférieure, y arrive et communique avec le canal veineux d'Arantius de façon à constituer le sinus veineux décrit plus haut (V. fig. 28 à 34, pl. III).

Nous avons vu comment s'est constitué, aux dépens du sinus intermédiaire, le segment antérieur de la veine cave inférieure.

Nous avons étudié aussi comment s'est développé le segment postérieur de cette veine dans le prolongement caudal du méso-latéral et dans le lobe hépatique qui s'y est formé.

Comment se sont constitués le segment intermédiaire et le sinus veineux provenant de sa fusion avec le canal veineux d'Arantius?

On peut aisément se figurer comment la veine s'est accrue d'arrière en avant le long de la face dorsale du lobe latéral du foie jusqu'en avant de l'anastomose de la veine porte et de la veine ombilicale.

C'est la formation du sinus veineux nouveau qu'il est plus difficile d'expliquer.

La veine cave s'est-elle développée d'arrière en avant jusqu'au sinus intermédiaire et s'est-elle fusionnée ensuite vers le bas avec le canal d'Arantius?

Ou bien ce canal et le sinus intermédiaires ont-ils poussé une ramification volumineuse allant à la rencontre du segment postérieur de la veine? Il nous est impossible de le dire pour le moment.

Veine porte. — Cette veine est actuellement le prolongement antérieur de la veine mésentérique bien plus que celui de la veine omphalo-mésentérique dont le calibre est fort réduit.

La *veine mésentérique*, située au-dessous de l'artère qui l'accompagne, se dirige d'arrière en avant dans l'épaisseur du mésentère, le long de l'intestin. Ces deux vaisseaux très volumineux donnent une grande épaisseur à la portion du mésentère qu'ils occupent et refoulent à leur droite, c'est-à-dire dans la moitié droite de la cavité abdominale, le tube intestinal qu'ils longent. Arrivée à la hauteur de l'ombilic, l'artère monte et se rend à l'aorte, la veine reçoit à sa face inférieure le tronc veineux omphalo-mésentérique et contourne en hélice la face latérale gauche du tube digestif de façon à gagner sa face supérieure. Dans ce trajet, elle traverse le pancréas et, arrivée au niveau de l'insertion du mésogastre postérieur sur la face latérale gauche du méso-duodénum, elle reçoit une petite veine, origine de la splénique. La *veine porte* est ainsi constituée et se dirige d'arrière en avant dans l'épaisseur du méso-duodénum, au-dessus du tube digestif. Actuellement d'un calibre considérable, elle occupe presque toute l'épaisseur du méso et y est en rapport avec différentes parties du pancréas. Arrivée au niveau de la courbe duodénale, la veine passe au-dessus du canal cholédoque, dans le mésentère ventral, puis dans l'extrémité postérieure du lobe droit du foie. Le restant de son trajet dans le lobe hépatique n'est pas modifié et, à son extrémité antérieure, elle s'anastomose avec la veine ombilicale gauche (V. fig. 29 à 34).

Tube digestif. — Il est notablement modifié dans son trajet et dans ses rapports, mais n'a pas encore gagné de limites nettes entre l'estomac et la première portion du duodénum. La partie antérieure surtout de cet organe a pris un notable développement et cela particulièrement dans le sens antéro-postérieur. Elle a ainsi refoulé en arrière l'extrémité postérieure de l'estomac et la portion initiale du duodénum, le gastro-duodénum. L'œsophage, le grand cul-de-sac de l'estomac et la portion voisine du corps de ce dernier se sont tellement développés qu'ils s'étendent actuellement en arrière jusqu'au niveau de l'anastomose des veines porte et ombilicale. (Cela se constate facilement par l'état de la cavité hépato-entérique à leur niveau) [V. plus loin] (V. fig. 27, 28, 29, pl. III).

Le restant de l'estomac a été ainsi refoulé en arrière et toute la portion gastro-duodénale jusqu'à l'embouchure du canal cholédoque, reportée en arrière et à gauche, se dirige maintenant presque transversalement de gauche à droite pour se continuer dans le restant de l'intestin (V. fig. 32, 33, pl. III).

Dans cette partie de son parcours le bord gauche externe du tube digestif est devenu postérieur, décrit une ligne courbe à convexité postérieure et se dirige transversalement de gauche à droite. Le bord médian, de son côté, bord interne et inférieur chez les embryons de 12 jours 1/2, est maintenant devenu un bord antérieur et se dirige également de gauche à droite et un peu d'avant en arrière.

Au point où elle se continue dans le restant de l'intestin, c'est-à-dire dans le plan médian, la première portion du duodénum forme donc un angle ouvert en arrière et à gauche avec la portion suivante du tube intestinal qui, elle, se dirige directement en arrière. Cet angle constitue la première courbure du duodénum et se trouve actuellement immédiatement en arrière de l'embouchure du canal cholédoque dans le bord antérieur de ce dernier.

Suivons le tube digestif en arrière de cette première courbe. Logé dans la partie inférieure du méso-duodénum, au-dessous de la veine porte, le tube intestinal, d'un calibre peu considérable maintenant, situé d'abord dans le plan médian, se dirige d'avant en arrière et gagne peu à peu la moitié droite de la cavité abdominale en suivant une direction légèrement oblique en arrière et à droite. Cette direction lui est en partie donnée par la veine porte, par la veine mésentérique qui contourne sa face latérale gauche, et par les vaisseaux

mésentériques qui, plus en arrière dans le mésentère, occupent le plan médian de la cavité abdominale (V. plus haut, p. 64).

Quelles sont enfin la conformation et la situation de cette portion du tube digestif? Immédiatement en arrière de la première courbe duodénale, l'intestin est aplati de haut en bas, présente un bord droit et un bord gauche, une face supérieure et une face inférieure. Il a donc exécuté le mouvement de rotation autour de son axe longitudinal, mais ce mouvement, déjà reconnu sur les embryons plus jeunes de 12 jours 1/2, s'est encore poursuivi dans le même sens, a dépassé l'arc de 90° et actuellement le bord gauche de l'intestin est devenu un peu inférieur, son bord droit étant un peu supérieur. Plus en arrière le tube intestinal reprend assez rapidement son orientation primitive, puis devient enfin de nouveau cylindrique.

Cloison mésentérique et cavité hépato-entérique. — La *région antérieure* de la cloison est notablement modifiée par les changements survenus dans les dispositions du tube intestinal; l'œsophage et le grand cul-de-sac de l'estomac en s'accroissant d'avant en arrière, ont entraîné dans leur développement la portion antérieure de la cloison mésentérique et actuellement à leur niveau la disposition de cette cloison et celle de la cavité hépato-entérique sont semblables à ce qu'elles étaient dans une zone beaucoup moins étendue chez les embryons plus jeunes. C'est-à-dire qu'en ces points la cavité hépato-entérique est une simple fente verticale séparant les faces internes du lobe droit du foie et son méso de la face correspondante de ce que M. Brachet a déjà nommé la cloison mésentérique proprement dite. Celle-ci est tendue de la paroi dorsale du corps à la face supérieure du foie et contient dans son épaisseur l'œsophage et le grand cul-de-sac de l'estomac. Ce dernier la dilate fortement vers la gauche et lui fait faire une saillie considérable de ce côté, tandis que sa face latérale droite est plane et verticale (V. fig. 29, pl. III).

Plus en arrière, les dispositions ordinaires à cette région reparaissent, la portion horizontale de la cavité hépato-entérique s'engage peu à peu le long de la face droite et supérieure de l'estomac jusqu'à sa grande courbure et le mésogastre dorsal se forme.

En même temps, la partie antérieure du lobule de Spiegel s'engage dans la cavité hépato-entérique (V. fig. 30, 31, pl. III).

Région moyenne (zone B'). — Cette région a gagné en partie les

dispositions de la région antérieure et ne s'en distingue plus aussi nettement. Voici comment :

Le *prolongement caudal du méso-latéral* a été envahi par le tissu hépatique et forme même un lobule distinct : le *lobule de la veine cave inférieure*. En même temps le bord postérieur du méso-latéral, envahi également par les travées du foie, a reculé d'avant en arrière, unissant ainsi le prolongement caudal à la face dorsale du lobe latéral jusque immédiatement en avant du bord antérieur libre du méso-duodénum, c'est-à-dire jusqu'à l'extrémité postérieure de cette région moyenne que nous étudions. Dans toute son étendue la cavité hépato-entérique est donc devenue complète, présente une portion verticale médiane et une portion horizontale ou transversale très étendue vers la gauche. Le mésogastre dorsal est fort large. A l'extrémité postérieure de la région on constate facilement par deux sillons caractéristiques l'union du prolongement caudal et de la face dorsale du lobe latéral du foie. Ici encore donc, la partie inférieure de la portion verticale de la cavité hépato-entérique est constituée par le sillon qui a séparé peu à peu le tube digestif du lobe latéral droit du foie. Actuellement ce sillon s'est étendu jusqu'à l'extrémité postérieure du lobe et dans toute leur étendue, la veine porte et le lobe du foie sont maintenant séparés du tube digestif, (V. fig. 30 à 32).

C'est dans cette région que la portion gastro-duodénale du tube digestif se dirige presque transversalement de gauche à droite. Elle est en réalité d'abord inclinée de gauche à droite et de haut en bas vers la ligne médiane, puis, en approchant d'elle, elle devient transversale et décrit même une légère convexité vers le bas (V. fig. 32 et 33).

Le bord externe et supérieur de l'estomac se continue dans le bord postérieur, le bord interne et inférieur de l'estomac se continue dans le bord antérieur de cette partie gastro-duodénale du tube digestif.

Actuellement le bord postérieur de la paroi épithéliale s'avance en arrière jusqu'aux limites postérieures de la région. Il en résulte que la crête épiploïque est reportée tout entière dans la région postérieure et que le *mésogastre dorsal* partant de la paroi dorsale du corps s'insère à gauche directement sur la grande courbure de l'estomac (V. fig. 31, 32, 33, pl. III).

C'est le *mésentère ventral* qui doit nous intéresser particulièrement ici.

Nous allons comme auparavant l'étudier d'abord sur des coupes transversales de l'embryon, puis nous donnerons la description de ce méso tel qu'il apparaît sur les reconstructions.

Si nous suivons ce mésentère ventral sur les coupes transversales d'avant en arrière à partir de l'anastomose de la veine porte et de la veine ombilicale, nous le voyons d'abord court et assez épais, s'insérer sur la paroi supérieure de cette anastomose. Immédiatement en arrière d'elle, c'est-à-dire le long de sa paroi postérieure, dans l'écartement de la veine porte et de la veine ombilicale, nous voyons ce mésentère s'allonger et s'étaler largement entre ces deux veines à la face dorsale du lobe médian du foie. Il s'étend ainsi de la face inférieure de la veine porte à la face supérieure de la veine ombilicale et de la face latérale interne du lobe gauche du foie au sillon de la vésicule biliaire creusé tout à fait à droite dans le lobe médian.

Il suffit de comparer les fig. 30 et 23, pl. III, pour constater que cette disposition n'est que l'exagération de celle que nous avons déjà trouvée en ce point chez l'embryon de 12 jours 1/2. Ici la partie épaisse du mésentère s'est plus portée vers la gauche à cause du développement qu'a pris le lobe gauche du foie. Le méso interne de ce dernier s'est épaissi, s'est fusionné avec le revêtement dorsal du lobe médian et a ainsi entraîné l'accroissement dans cette direction de la portion inférieure du mésentère.

Pour ne rien négliger, nous ajouterons que le bord gauche ou supérieur du mésentère est toujours marqué par son insertion au tube digestif. Le bord droit ou inférieur est indiqué par le canal cystique. La face supérieure se continue dans la face inférieure du lobe droit; sa face latérale gauche ou inférieure dans le méso du lobe hépatique gauche et par son intermédiaire dans la face dorsale du lobe médian et de la veine ombilicale (V. fig. 30).

Cette disposition ne persiste que sur un très petit nombre de coupes (cinq coupes de 1/100 de millimètre d'épaisseur), et brusquement la face inférieure du mésentère ventral se sépare de la face dorsale du lobe médian, ne restant plus en rapport qu'avec le méso fort aminci et très allongé du lobe latéral gauche du foie. Le mésentère ventral ne reste plus uni au lobe médian que le long de son bord droit engagé dans la gouttière de la face dorsale du lobe et contenant le tube cystique. Or ce bord droit inférieur n'est plus relié maintenant au restant du mésentère ventral que par une portion très amincie de cette cloison. On peut décrire le mésentère ventral

comme se divisant en trois parties, une supérieure gauche et une inférieure droite, toutes deux amincies et longeant les bords droit et gauche du mésentère ventral. Entre elles, une partie épaisse développée surtout transversalement. Elle se continue vers la gauche, c'est-à-dire par sa face inférieure dans le méso du lobe gauche du foie de plus en plus mince. A droite, au contraire, elle s'étale au-dessous de la veine porte et sa face supérieure se continue dans la face inférieure du lobe droit du foie.

Si l'on compare les figures 31, 23, 24 et 25, on constatera que cette disposition ne diffère de celles que nous avons étudiées sur l'embryon de 12 jours 1/2 qu'en un point : c'est que l'étranglement isolant la portion inférieure cystique du mésentère de la partie supérieure contenant le canal cholédoque, chez les embryons de 12 jours 1/2, a progressé d'arrière en avant et apparaît ici déjà sur une partie plus antérieure du mésentère ventral. Le tube cystique lui-même s'isole d'ailleurs beaucoup plus tôt du restant des canaux hépatiques et cet isolement plus rapide a permis la disposition étudiée. Les canaux hépatiques se retrouvent en effet actuellement dans la portion intermédiaire du mésentère ventral au-dessous de la veine porte.

Ces dispositions persistent sur quatre coupes successives et alors le méso du lobe gauche du foie, qui s'est progressivement aminci, s'arrête et l'union entre le lobe et le mésentère ventral n'existe plus. La face inférieure de ce dernier devient libre. Le mésentère ventral n'est plus uni que suivant sa face supérieure à la face inférieure du lobe droit et suivant son bord inférieur à la face supérieure du lobe médian du foie (V. fig. 31, pl. III). Cette dernière disposition ne se présente que sur deux coupes successives, puis brusquement l'union du mésentère ventral avec le lobe médian du foie vient à cesser (V. fig. 32). L'extrémité de cette union constitue chez cet embryon le bord postérieur libre du mésentère ventral. Si nous comparons l'état de choses actuel aux dispositions similaires des embryons de 12 jours 1/2, nous trouvons une différence considérable.

Chez les embryons de 12 jours 1/2, l'insertion hépatique du mésentère ventral se poursuivait jusqu'à l'extrémité postérieure du lobe médian du foie (V. fig. 26, pl. III).

Actuellement cette insertion s'arrête beaucoup en avant de cette extrémité, ainsi bien en avant même de l'embouchure du canal

cholédoque dans l'intestin. Le bord postérieur libre de ce mésentère semble ainsi avoir été reporté en avant par un raccourcissement notable de sa partie membraneuse inférieure. Ce raccourcissement peut s'expliquer par une atrophie de cette portion du mésentère exagérément distendue. Nous avons vu en effet que la face dorsale du lobe médian du foie était devenue beaucoup moins oblique en arrière, se rapprochait beaucoup plus de la verticale; ce changement de direction a dû intervenir dans cette distension marquée du mésentère. D'autre part, la région correspondante du tube intestinal, le pancréas, le mésentère dorsal se sont développés et allongés. Ils ont reporté en arrière les insertions supérieures du mésentère ventral. De là une nouvelle cause de distension pour cette membrane déjà si mince.

Elle s'est donc inévitablement atrophiée dans toute sa partie postérieure et son bord libre a naturellement été reporté en avant dans la portion inférieure amincie de ce même mésentère.

Si nous poursuivons l'étude de coupes transversales de l'embryon, en arrière de ce bord libre postérieur du mésentère ventral, nous ne trouvons plus de bord inférieur droit à ce mésentère et il ne nous présente qu'un bord gauche, une face supérieure et une face inférieure.

Le bord gauche, à partir du moment où le méso du lobe latéral gauche du foie s'est arrêté, a progressé vers la gauche et est ainsi devenu beaucoup plus épais, dans ce bord s'engagera bientôt le bord interne ou plutôt antérieur du tube digestif (V. fig. 32).

La face supérieure, très peu étendue dans le plan médian, se continue à droite dans la face inférieure de la veine porte et de la partie voisine du lobe droit. La face inférieure est libre, assez étendue transversalement et convexe vers le bas.

A un moment donné, dans le mésentère se dirige de droite à gauche le canal cholédoque qui vient s'ouvrir dans le bord interne du tube intestinal (V. fig. 32).

En ce point surtout il semble alors que ce canal et le bord de duodénum divisent le mésentère ventral en deux feuillets et que ce mésentère présente maintenant deux bords : un *bord gauche* suivant lequel le feuillet inférieur du mésentère ventral passe dans le revêtement inférieur du tube digestif et le feuillet supérieur dans le revêtement de sa face supérieure; et un *bord droit*, relevé vers le haut, suivant lequel le feuillet supérieur longe la face interne de la

veine porte et passe dans le revêtement de la face interne du lobe droit, tandis que le feuillet inférieur passe au contraire dans le revêtement de la face inférieure et de la face externe de ce lobe (V. fig. 32).

Ce bord droit épais envelopperait donc la veine porte et le lobe hépatique qui l'accompagne. Tel est en ce point l'aspect du mésentère ventral, mais telle n'est pas la description que nous devons en faire. Si nous comparons, en effet, les fig. 32 et 25, pl. III, nous constatons que chez les embryons plus jeunes cette prétendue face inférieure du mésentère ventral se continuait dans la partie inférieure membraneuse de ce méso et se divisait ainsi nettement en deux parties, une gauche et une droite, se continuant respectivement dans les feuillets gauche et droit de la portion membraneuse inférieure.

(C'est pour plus de facilité que nous divisons ainsi cette portion membraneuse en deux feuillets droit et gauche accolés.)

Le mésentère ventral à ce niveau était divisé en une partie supérieure épaisse et une inférieure amincie.

Chez les embryons de 13 jours 1/2, la partie amincie inférieure du mésentère ventral n'existe plus, mais la face inférieure de la portion épaisse de ce mésentère devenue libre n'en doit pas moins être considérée comme formée encore de deux parties, et la partie droite de ce feuillet doit toujours être considérée comme appartenant au feuillet droit du mésentère ventral. C'est toujours ce feuillet droit qui maintenant encore, comme pendant tout le développement de ces organes, revêt la veine porte et le lobe hépatique développé le long de ses parois.

Cette observation est importante parce que, si nous observons maintenant les coupes passant à la limite de cette région et de la suivante, c'est-à-dire les coupes passant par l'hiatus de Winslow, nous y trouvons la veine porte et l'extrémité postérieure du lobe droit séparée du lobule de la veine cave inférieure et la cavité hépato-entérique s'ouvrant entre les deux dans la cavité générale.

Or en ce point nous retrouvons la même disposition au mésentère ventral et en apparence, c'est son bord droit qui est devenu libre, ses deux feuillets se dédoublant pour envelopper la veine porte et le lobe hépatique (V. fig. 33).

Supposons un moment que cette extrémité du lobe hépatique ne se soit pas développée, le prétendu bord droit du mésentère ventral

serait encore libre et ses deux feuillets envelopperaient la veine porte. C'est ce qui existe chez l'homme et c'est ainsi que l'on décrit le bord libre du méso-duodéno-hépatique et qu'on le considère comme le bord postérieur du mésentère ventral.

Or ce bord droit du mésentère ventral n'est un bord qu'en apparence. Encore ici la veine porte et le lobe hépatique sont logés dans le feuillet droit supérieur du mésentère.

Les *faces internes du lobe droit et de la veine porte* sont devenues libres parce que le sillon qui sépare la veine de la paroi du tube intestinal s'est avancé d'avant en arrière jusque dans cette région.

Enfin la *face supérieure de ce lobe et de la veine* est devenue libre aussi parce que le cul-de-sac postérieur de la cavité hépato-entérique s'est avancé également dans le mésentère dorsal à travers toute cette région jusqu'au bord antérieur du méso-duodénum. Le revêtement de la face dorsale du lobe hépatique ou de la veine porte appartient donc au mésentère dorsal. Voilà comment plus en arrière, au niveau du pourtour postérieur de l'hiatus de Winslow, quand la veine porte passe dans le méso-duodénum, son revêtement supérieur passe dans celui du bord antérieur libre de ce méso. Voilà aussi comment s'établit à ce niveau la continuité du feuillet droit supérieur du mésentére ventral avec le mésentère dorsal et le méso-duodénum.

De toute cette étude un peu longue du mésentère ventral, on peut conclure que l'épiploon ou ligament duodéno-hépatique est actuellement suffisamment formé pour que nous puissions bien comprendre sa constitution. Si nous examinons cette membrane sur la reconstitution obtenue par la méthode de Born, nous voyons que cette partie du mésentère ventral se présente actuellement comme une membrane horizontale et transversale tendue entre le bord antérieur de la portion gastro-duodénale du tube digestif et le fond du hile hépatique.

A cette membrane on peut distinguer deux extrémités et deux faces.

Des extrémités l'une est antérieure, engagée dans le hile du foie; l'autre est postérieure, insérée sur le bord antérieur du gastro-duodénum.

Des deux faces l'une est supérieure, l'autre inférieure.

Dans sa partie antérieure, on voit cette membrane se continuer dans le mésentère ventral de la portion antérieure de l'estomac;

cette continuité entre ces deux parties du mésentère ventral s'établit en avant, le long de la face supérieure du ligament duodéno-hépatique. C'est cette continuité que nous avons décrite sous le nom de bord gauche du mésentère ventral sur toutes les coupes transversales passant par la partie antérieure de cette région. Nous avons vu sur ces coupes comment cette insertion dorsale, d'abord, devient peu à peu le bord gauche de la membrane, c'est-à-dire l'extrémité postérieure du ligament duodéno-hépatique.

Si le mésentère ventral de l'estomac s'insère en avant sur la face supérieure de l'épiploon duodéno-hépatique, c'est parce que l'extrémité antérieure de ce dernier s'étale largement vers la gauche dans le hile du foie.

Voyons maintenant comment cette membrane se comporte.

Son extrémité antérieure est épaisse, très étendue dans le sens transversal, surtout vers la droite. Elle occupe au hile du foie la concavité de la paroi postérieure de l'anastomose qu'y forment la veine porte et la veine ombilicale. Elle s'étale à droite au-dessous de la veine porte, à gauche au-dessus de la veine ombilicale, remplit tout l'intervalle qui les sépare et se prolonge vers la gauche dans le méso de l'extrémité du lobe gauche du foie; elle s'insère de plus sur la face dorsale du lobe médian et étend cette insertion jusqu'en regard de la veine porte, fort à droite, où elle contient l'origine du tube cystique reporté dans cette direction (V. fig. 30).

Enfin en ce point à gauche et en haut elle se continue dans le mésentère ventral de l'estomac.

Plus en arrière le méso duodéno-hépatique s'isole brusquement de la face dorsale du lobe médian et de la veine ombilicale. Il sort du hile hépatique. Sa face inférieure devient libre, excepté à son extrémité droite où elle est reliée par un court méso membraneux au sillon du tube cystique. Sa face supérieure présente les mêmes rapports qu'à son extrémité antérieure. Vers la gauche, le ligament duodéno-hépatique se continue encore dans le méso du lobe gauche du foie (V. fig. 31).

Plus en arrière, cette union cesse, le méso du lobe gauche du foie s'amincit et s'arrête. Brusquement le ligament duodéno-hépatique devient beaucoup moins large, s'étend moins vers la gauche et de ce côté le feuillet inférieur du méso passe maintenant dans le revêtement inférieur du gastro-duodénum, tandis que son feuillet supérieur passe dans le revêtement de la face supérieure de ce der-

nier. C'est-à-dire que le mésentère ventral de l'estomac au lieu d'arriver à la face dorsale de ligaments aboutit maintenant à son extrémité gauche et se continue directement dans cette extrémité, tout comme le bord inférieur de l'estomac se continue dans le bord antérieur du gastro-duodénum (V. fig. 32).

Vers la droite, la face supérieure du méso-duodéno-hépatique est toujours unie à la face inférieure de la veine porte et du lobe droit du foie.

Quant à sa face inférieure, elle est devenue complètement libre et n'est plus unie au sillon cystique du lobe médian du foie. L'extrémité du méso qui constituait cette union se prolonge encore sous forme d'un petit et mince repli qui s'arrête bientôt sur cette face inférieure.

Toute la partie postérieure du ligament a été suffisamment étudiée sur les coupes pour que nous croyons inutile d'y revenir.

Nous rappellerons cependant que c'est par conséquent à la face inférieure de ce ligament, dans le hile du foie, en regard de la veine porte, que se trouve le bord postérieur du mésentère ventral ou plutôt ce qui reste de sa partie inférieure membraneuse. Cette extrémité postérieure du mésentère ventral forme là un petit repli triangulaire à base arrondie postérieure (bord libre postérieur), dont les deux bords supérieur et inférieur sont insérés le premier à la face inférieure du ligament duodéno-hépatique, le second à la face supérieure du lobe médian du foie dans la gouttière cystique que cette face présente dans sa moitié droite.

Région postérieure, B'A. — Chez les embryons de 12 jours 1/2, cette région était en rapport par toute sa face ventrale avec le lobe médian du foie; actuellement une des conséquences des modifications subies par ce dernier organe est de dégager la face inférieure du tube intestinal et de la laisser en rapport direct avec la paroi abdominale inférieure. D'autre part, le tube digestif et la cloison mésentérique se sont accrus en longueur et cette région postérieure que nous étudions a été reportée en arrière en regard de l'ombilic. De là, comme nous l'avons vu plus haut, la distension exagérée et l'atrophie de la portion membraneuse inférieure du mésentère ventral.

Il ne reste donc plus ici de la cloison mésentérique que le mésentère dorsal ou méso-duodénum, et l'enveloppe du tube intestinal. Le revêtement inférieur de ce dernier est la seule partie restante du mésentère ventral (comparer les fig. 34 et 26, pl. III).

J'ai suffisamment décrit le trajet de la veine mésentérique et de la veine porte dans cette région, le trajet, la situation, le rapport du tube intestinal pour ne pas avoir à y revenir. Ces parties sont logées dans l'épaisseur du méso-duodénum à une certaine distance de son insertion supérieure et la veine porte y est entourée par une partie du pancréas.

La *face latérale droite* de ce méso-duodénum est libre dans la plus grande partie de son étendue et un peu refoulée dans la moitié droite de la cavité abdominale. Mais le long du bord supérieure cette face se continue dans le méso du lobule de la veine cave inférieure et la face interne de ce lobule développé le long du méso-duodénum délimite avec sa face latérale droite une gouttière antéro-postérieure qui, à son extrémité antérieure, aboutit en dedans à l'hiatus de Winslow. La face latérale gauche, au contraire, du méso-duodénum n'est pas libre et se continue dans la crête épiploïque de la portion gastro-duodénale du tube digestif. Par suite de la direction qu'a prise cette dernière partie, son bord gauche étant postérieur et décrivant même une légère courbe à convexité postérieure, toute la crête épiploïque est actuellement reportée en arrière de ce bord et ne fait par conséquent saillie dans la région postérieure, à gauche du méso-duodénum. Son extrémité postérieure, fortement convexe en arrière, est même libre dans la moitié gauche de la cavité abdominale, et ce n'est que dans la portion antérieure de cette région que cette crête épiploïque se continue en dedans avec la face latérale gauche du méso-duodénum.

Tout à fait en avant même, les coupes transversales passent à la fois par le bord postérieur du gastro-duodénum et sa continuation dans le reste de l'intestin. Ces dispositions s'expliquent facilement si l'on se rappelle ce qu'elles étaient sur l'embryon de 12 jours 1/2, et si l'on songe que la crête épiploïque a grandi et que la portion gastro-duodénale du tube digestif a changé de direction.

De son côté, le cul-de-sac postérieur de la cavité hépato-entérique a progressé d'avant en arrière, a pénétré dans cette crête épiploïque jusqu'au voisinage de son extrémité postérieure et la divise dans toute son étendue en deux feuillets circonscrivant et délimitant la cavité et se continuant entre eux le long du bord libre de la crête. Le feuillet supérieur se continue en avant dans le mésogastre dorsal, le feuillet inférieur s'insère en avant au bord postérieur du gastro-duodénum. Par leurs extrémités ou bords internes ils abou-

tissent tous deux à la face latérale gauche du méso-duodénum dans laquelle ils se continuent (V. fig. 34, pl. III).

Ces deux feuillets qui constituent la crête épiploïque en arrière du bord postérieur du gastro-duodénum sont les origines des deux feuillets du grand épiploon. De là le nom de crête épiploïque que j'ai donné à la saillie qui est leur origine. Il faut remarquer cependant que dans le feuillet supérieur se trouve maintenant engagée une partie du pancréas. Développée d'abord dans la crête épiploïque encore intacte, elle se trouve maintenant dans le feuillet supérieure parce que le cul-de-sac postérieur de la cavité hépato-entérique s'est engagé dans la crête au-dessous de lui (V. fig. 34).

Cet embryon de 13 jours 1/2 est suffisamment développé pour que nous puissions en faire le terme de cette étude. Les organes sont assez formés pour que l'on puisse, par la simple comparaison avec ceux de l'adulte, expliquer les légères modifications qu'ils subiront encore. En tout cas ils le sont assez pour nous servir de guide dans l'étude que nous poursuivons chez les embryons humains.

Avant de passer à cette seconde partie de notre travail, nous résumerons en quelques mots les résultats auxquels nous a conduit cette étude des embryons de lapin.

Résumé et conclusions.

1° La cavité hépato-entérique est une formation primitive et n'est nullement le résultat du mouvement de rotation du tube digestif.

2° Chez les embryons de 10 1/2 à 11 jours, cette cavité dans sa partie antérieure est une fente verticale creusée dans la portion moyenne de la cloison mésentérique le long de la paroi latérale droite du tube digestif. Elle divise cette cloison en deux parties dont la droite constitue le méso-latéral (V. pl. I. *C h e. M l*).

En arrière, cette cavité se prolonge sous forme de gouttière antéro-postérieure dans la portion moyenne de la cloison mésentérique; la paroi latérale de cette gouttière est le prolongement caudal du méso-latéral (V. pl. I. *G h e. M l p*).

Plus en arrière encore, cette gouttière aboutit à un cul-de-sac engagé de droite à gauche dans le mésentère dorsal en avant de la gouttière pancréatique. C'est le cul-de-sac postérieur (V. pl. I. *P h e*).

3° Le mouvement de rotation du tube digestif autour de l'axe lon-

gitudinal passant par son bord inférieur a pour effet de modifier la situation de la cavité hépato-entérique dans ses deux parties antérieures, de l'entraîner à sa suite dans ce mouvement et d'amener ainsi dans la cloison mésentérique une division telle qu'il en résulte la formation d'un mésogastre dorsal (V. *Mg*, pl. II et III).

Le mouvement de rotation du tube digestif ne suffit pas pour produire ce mésogastre; il faut la présence préalable de la cavité hépato-entérique dans l'épaisseur du mésentère pour que le mésogastre se forme.

Ce qui le démontre c'est l'absence de ce feuillet mésentérique au niveau du grand cul-de-sac de l'estomac sur les embryons de 12 1/2 et 13 jours 1/2 (V. fig. 19, 20, 29).

4° La pénétration dans l'épaisseur du mésentère dorsal du cul-de-sac postérieur de la cavité hépato-entérique amène aussi à son niveau la formation d'un mésogastre dorsal et cela d'une façon beaucoup plus simple (V. pl. II et III).

5° Ce cul-de-sac postérieur, en suivant le pancréas dorsal dans son mouvement de recul, passe de la région antérieure dans la région moyenne de la cloison mésentérique et parcourt la zone antérieure B' de cette région. Il passe ainsi dans le mésentère dorsal au-dessus du tube digestif, de la veine porte, du lobe droit du foie et les isole ainsi du mésentère dorsal jusqu'à l'extrémité postérieure de ce lobe (V. fig. 15, 23, 24, 25, 33).

6° Une scissure verticale qui, au début (embryon de 10 1/2 à 11 j.), isole la veine omphalo-mésentérique droite de la cloison mésentérique (V. pl. I, fig. 2, 3, 6, 7, 9), s'avance elle aussi d'avant en arrière de la région antérieure dans la région moyenne de la cloison mésentérique et isole ainsi la face latérale du tube intestinal de la veine porte et du lobe droit du foie jusqu'à la limite postérieure de la même zone B'; de cette façon le lobe hépatique et la veine porte ne restent plus unis qu'au mésentère ventral (V. fig. 13, 14, 23, 24, 31, 32, 33).

7° Le cul-de-sac postérieur de la cavité hépato-entérique, en pénétrant dans la crête épiploïque au-dessous du pancréas dorsal, la divise en deux feuillets dont le supérieur contient le pancréas.

Ces deux feuillets se continuent en avant dans le mésogastre dorsal et sont l'origine du grand épiploon (V. fig. 25, 26, 34, *Mg* 2).

8° Le mésentère ventral dans la région moyenne de la cloison

mésentérique (zone B et zone B′) reste pendant toutes les phases du développement en relation le long de sa face latérale droite avec la veine omphalo-mésentérique droite (veine porte) et l'extrémité postérieure du lobe droit du foie. Si l'on suppose le mésentère formé de deux feuillets accolés, on peut dire que, entre ses deux feuillets, passent les canaux hépatiques et qu'entre ces canaux et le feuillet latéral droit se loge la veine porte et se développe le lobe hépatique, le feuillet latéral droit est soulevé par ces organes et leur forme un revêtement externe. Ce revêtement externe resterait en continuité avec le revêtement latéral droit du tube digestif et avec le feuillet droit du mésentère dorsal (V. fig. 9 et 16), si le cul-de-sac postérieur de la cavité hépato-entérique ne le séparait pas du mésentère dorsal (V. fig. 15, 14) et si le sillon vertical signalé au 6° ne l'isolait de la paroi latérale du tube digestif (V. fig. 14, 23 et suivantes).

9° L'insertion inférieure du mésentère ventral dans les deux régions postérieures de la cloison mésentérique est indiquée par le tube cystique logé dans une gouttière de la face dorsale du lobe médian du foie. Par suite du développement plus considérable de la moitié gauche du lobe médian, cette insertion est refoulée vers la droite. De là, en partie, l'inclinaison du mésentère ventral, inclinaison qui fait que la face latérale droite de ce mésentère devient une face supérieure, et sa face latérale gauche une face inférieure (V. fig. 8 17, 3, 24, 25, 30, 31, 32, *c h c*).

10° Le mésentère ventral s'amincit au-dessus de son bord inférieur et présente bientôt le long de ce bord une portion inférieure et droite membraneuse, mince, s'étendant depuis le bord postérieur du méso-ventral jusqu'au point où le tube cystique s'écarte des autres conduits hépatiques pour s'engager dans le sillon de la face dorsale du lobe médian du foie. Cette partie, amincie, membraneuse, s'étend d'abord jusqu'à l'extrémité postérieure de ce lobe du foie et y présente un bord libre postérieur (V. fig. 25, 26).

Plus tard, elle s'atrophie d'arrière en avant et il n'en reste plus qu'un petit repli étendu du tube cystique à la face inférieure du mésentère dans les parties antérieures de la région moyenne, dans le hile du foie. Le bord libre de ce repli constitue le bord postérieur de ce qui persiste du mésentère ventral membraneux (V. fig. 31).

11° En arrière de ce repli, du bord postérieur du mésentère ventral

membraneux, chez les embryons de 13 jours 1/2, le feuillet inférieur de ce mésentère doit être considéré comme formé de deux parties, une droite formée par le feuillet droit, une gauche formée par le feuillet gauche du mésentère ventral primitif. Ce feuillet inférieur n'est en effet que la partie plus épaisse du mésentère ventral qui se confond en arrière avec le restant du revêtement du tube intestinal (V. fig. 25, 26, et 31 à 33).

12° Au début, l'entrée de la cavité hépato-entérique est très étendue, elle est délimitée en avant par le bord postérieur du méso-latéral, puis se prolonge en arrière dans une gouttière qui aboutit enfin au cul-de-sac postérieur.

Chez les embryons de 13 jours 1/2, l'entrée de la cavité est délimitée en arrière par le pourtour postérieur du cul-de-sac postérieur et en avant par le bord postérieur du méso-latéral qui maintenant sont très rapprochés l'un de l'autre.

Le cul-de-sac postérieur de la cavité hépato-entérique a en effet reculé jusqu'au bord antérieur du méso-duodénum à travers la zone moyenne B^1 de la cloison mésentérique. Mais en même temps que ce cul-de-sac séparait ainsi le lobe latéral droit du foie du mésentère dorsal, le prolongement caudal du méso-latéral progressait d'avant en arrière au-dessus de la face supérieure devenue libre du lobe droit et le bord postérieur du méso-latéral, progressant à sa suite dans le même sens, les réunissait ensuite. De la sorte le bord postérieur du méso-latéral se trouve maintenant représenté par cette partie du lobe droit du foie au niveau de laquelle le lobe de la veine cave inférieure se sépare de l'extrémité postérieure du lobe droit (V. fig. 33, pl. III). Ce point se trouve immédiatement en avant et un peu en dehors du bord antérieur libre du méso-duodénum. Le lobule de Spiegel en se prolongeant en dedans au devant de ce bord se moule sur lui et rétrécit encore l'entrée de la cavité hépato-entérique ou hiatus de Winslow.

Cet hiatus de Winslow sur la plus grande partie de son pourtour est donc creusé dans le mésentère dorsal. Le lobule de la veine cave inférieure et son union au lobe droit appartiennent seuls au prolongement caudal et au bord postérieur du méso-latéral. Le feuillet du mésentère dorsal qui revêt la face supérieure du lobe droit et de la veine porte se continue donc tout naturellement dans le revêtement du bord antérieur libre du méso-duodénum, quand cette veine s'y engage. Il se continue d'autre part en dehors avec

le revêtement externe de ce lobe droit et de la veine porte, c'est-à-dire avec le feuillet droit du mésentère ventral.

13° Le bord libre du ligament duodéno-hépatique qui forme le pourtour inférieur de l'hiatus de Winslow n'est donc nullement le bord postérieur du mésentère ventral. Nous avons vu comment il s'est formé.

L'hiatus de Winslow est donc délimité de la façon suivante : *en arrière* par le bord antérieur libre du méso-duodénum ; en bas par l'extrémité du lobe droit du foie et par la veine porte ; en haut par le lobule de la veine cave inférieure ; en avant par l'union de ces deux parois représentant le bord postérieur du méso-latéral.

Foie. — 1° Le lobe médian du foie se développe d'abord dans la paroi abdmominale inférieure et dans le septum transversum le long des veines ombilicales, du pourtour inférieur des veines omphalo-mésentériques de la paroi postérieure du sinus veineux (V. fig. 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9).

Dans une seconde période, il s'accroît surtout le long des veines ombilicales et de la partie gauche du sinus veineux intra-hépatique (V. fig. 11 à 16).

Enfin, dans une troisième période, il se développe autour de la veine ombilicale gauche et du canal veineux d'Arantius (V. fig. 21 à 25 et 28 à 31).

En même temps il s'est engagé dans les membranes pleuro-péricardique et péritonéo-péricardique.

2° Le lobe latéral gauche se développe au début le long de la face externe et de la face supérieure de la veine omphalo-mésentérique de ce côté (V. fig. 6, 7, Fl'). Dans une deuxième période, il s'accroît le long de la moitié gauche du sinus veineux intra-hépatique (V. fig. 11 à 14). Enfin plus tard encore il continue à croître le long du canal veineux d'Arantius et de la veine ombilicale en arrière (V. fig. 20 à 22 et 27 à 29).

Il pénètre en avant avec le lobe médian dans la membrane pleuro-péricardique, dans le tissu conjonctif unissant le poumon au grand cul-de-sac de l'estomac, dans le pilier ventral de la membrane pleuro-péritonéale.

3° Le lobe latéral droit se développe d'abord le long de la paroi externe de la veine omphalo-mésentérique, et cela non seulement autour de la partie antérieure de cette veine, mais encore autour de sa portion mésentérique. Son extrémité postérieure revêtue par le

feuillet latéral droit du mésentère longe la face latérale droite du tube digestf et de la gouttière hépatique, s'étend donc dans le mésentère ventral jusqu'à la face dorsale du lobe médian (V. fig. 9).

Plus tard il se développe toujours le long de la veine omphalo-mésentérique, mais de plus, le long de la moitié droite du sinus intra-hépatique (V. fig. 12 à 16).

Dans une troisième période il continue à croître le long de la veine porte et du canal d'Arantius mais commence de plus à se développer le long de la veine cave inférieure (V. fig. 20 à 22).

Dans une dernière phase enfin il se développe le long de la veine porte, de la veine cave inférieure, du canal d'Arantius et du sinus veineux provenant de la réunion de ces deux vaisseaux (V. fig. 27 à 33).

Ce lobe droit s'est aussi accru en avant en pénétrant dans le méso-latéral, en s'engageant avec le lobe médian dans la membrane pleuro-péricardique, en envahissant le pilier ventral de la membrane pleuro-péritonéale. En arrière il a gagné deux lobules accessoires, l'un formé sur le trajet de la veine cave inférieure, l'autre engagé dans la cavité hépato-entérique, le lobule de Spiegel.

L'extrémité postérieure du lobe droit engagée avec la veine porte dans la cloison mésentérique s'isole de la paroi du tube digestif au fur et à mesure que cette paroi s'écarte de lui, il s'isole également du mésentère dorsal par suite du recul du cul-de-sac postérieur de la cavité hépato-entérique au-dessus de lui. Une scissure externe isole sa face inférieure de la face dorsale du lobe médian et de la sorte le lobe droit et la veine porte, libres de toute part, ne sont plus unis qu'au mésentère ventral. Ils s'y trouvent d'abord à droite, puis au-dessus des canaux hépatiques. Un autre processus unit alors d'avant en arrière la face dorsale devenue libre de ce lobe au prolongement caudal du méso-latéral ou au lobe de la veine cave inférieure.

Veines et sinus veineux. 1° Chez les embryons de 10 à 11 jours, le sinus veineux peut être subdivisé par la pensée en une partie antérieure qui se continue de chaque côté dans les canaux de Cuvier et une partie postérieure, en rapport avec le tissu hépatique et se continuant à droite et à gauche dans les veines ombilicales et omphalo-mésentériques.

2° Chez les embryons plus âgés de 11 jours 1/2 à 12 jours. Ces deux parties de sinus veineux se sont séparées.

le revêtement externe de ce lobe droit et de la veine porte, c'est-à-dire avec le feuillet droit du mésentère ventral.

13° Le bord libre du ligament duodéno-hépatique qui forme le pourtour inférieur de l'hiatus de Winslow n'est donc nullement le bord postérieur du mésentère ventral. Nous avons vu comment il s'est formé.

L'hiatus de Winslow est donc délimité de la façon suivante : *en arrière* par le bord antérieur libre du méso-duodénum ; en bas par l'extrémité du lobe droit du foie et par la veine porte ; en haut par le lobule de la veine cave inférieure ; en avant par l'union de ces deux parois représentant le bord postérieur du méso-latéral.

Foie. — 1° Le lobe médian du foie se développe d'abord dans la paroi abdmominale inférieure et dans le septum transversum le long des veines ombilicales, du pourtour inférieur des veines omphalo-mésentériques de la paroi postérieure du sinus veineux (V. fig. 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9).

Dans une seconde période, il s'accroît surtout le long des veines ombilicales et de la partie gauche du sinus veineux intra-hépatique (V. fig. 11 à 16).

Enfin, dans une troisième période, il se développe autour de la veine ombilicale gauche et du canal veineux d'Arantius (V. fig. 21 à 25 et 28 à 31).

En même temps il s'est engagé dans les membranes pleuro-péricardique et péritonéo-péricardique.

2° Le lobe latéral gauche se développe au début le long de la face externe et de la face supérieure de la veine omphalo-mésentérique de ce côté (V. fig. 6, 7, Fl'). Dans une deuxième période, il s'accroît le long de la moitié gauche du sinus veineux intra-hépatique (V. fig. 11 à 14). Enfin plus tard encore il continue à croître le long du canal veineux d'Arantius et de la veine ombilicale en arrière (V. fig. 20 à 22 et 27 à 29).

Il pénètre en avant avec le lobe médian dans la membrane pleuro-péricardique, dans le tissu conjonctif unissant le poumon au grand cul-de-sac de l'estomac, dans le pilier ventral de la membrane pleuro-péritonéale.

3° Le lobe latéral droit se développe d'abord le long de la paroi externe de la veine omphalo-mésentérique, et cela non seulement autour de la partie antérieure de cette veine, mais encore autour de sa portion mésentérique. Son extrémité postérieure revêtue par le

feuillet latéral droit du mésentère longe la face latérale droite du tube digestf et de la gouttière hépatique, s'étend donc dans le mésentère ventral jusqu'à la face dorsale du lobe médian (V. fig. 9).

Plus tard il se développe toujours le long de la veine omphalo-mésentérique, mais de plus, le long de la moitié droite du sinus intra-hépatique (V. fig. 12 à 16).

Dans une troisième période il continue à croître le long de la veine porte et du canal d'Arantius mais commence de plus à se développer le long de la veine cave inférieure (V. fig. 20 à 22).

Dans une dernière phase enfin il se développe le long de la veine porte, de la veine cave inférieure, du canal d'Arantius et du sinus veineux provenant de la réunion de ces deux vaisseaux (V. fig. 27 à 33).

Ce lobe droit s'est aussi accru en avant en pénétrant dans le méso-latéral, en s'engageant avec le lobe médian dans la membrane pleuro-péricardique, en envahissant le pilier ventral de lamembrane pleuro-péritonéale. En arrière il a gagné deux lobules accessoires, l'un formé sur le trajet de la veine cave inférieure, l'autre engagé dans la cavité hépato-entérique, le lobule de Spiegel.

L'extrémité postérieure du lobe droit engagée avec la veine porte dans la cloison mésentérique s'isole de la paroi du tube digestif au fur et à mesure que cette paroi s'écarte de lui, il s'isole également du mésentère dorsal par suite du recul du cul-de-sac postérieur de la cavité hépato-entérique au-dessus de lui. Une scissure externe isole sa face inférieure de la face dorsale du lobe médian et de la sorte le lobe droit et la veine porte, libres de toute part, ne sont plus unis qu'au mésentère ventral. Ils s'y trouvent d'abord à droite, puis au-dessus des canaux hépatiques. Un autre processus unit alors d'avant en arrière la face dorsale devenue libre de ce lobe au prolongement caudal du méso-latéral ou au lobe de la veine cave inférieure.

Veines et sinus veineux. 1° Chez les embryons de 10 à 11 jours, le sinus veineux peut être subdivisé par la pensée en une partie antérieure qui se continue de chaque côté dans les canaux de Cuvier et une partie postérieure, en rapport avec le tissu hépatique et se continuant à droite et à gauche dans les veines ombilicales et omphalo-mésentériques.

2° Chez les embryons plus âgés de 11 jours 1/2 à 12 jours. Ces deux parties de sinus veineux se sont séparées.

La partie antérieure constitue le sinus veineux proprement dit;

La partie postérieure, le sinus intra-hépatique.

Mais, chez ces embryons, la veine omphalo-mésentérique gauche est en voie d'atrophie, la veine ombilicale droite est envahie par le tissu hépatique du lobe médian dans la plus grande partie de son étendue.

Aussi le sinus veineux intra-hépatique n'est-il plus formé que par l'union de la veine omphalo-mésentérique droite et de la veine ombilicale gauche (V. fig. 11 à 14).

A l'extrémité antérieure et droite de ce sinus, l'extrémité correspondante de la veine ombilicale est restée intacte et met en communication le sinus veineux intra-hépatique avec le sinus proprement dit (V. fig. 11 et 12).

3° Sur les embryons de 12 jours 1/2, le sinus intra-hépatique se subdivise en trois parties : une *extrémité postérieure* formée par l'anastomose de la veine porte et de la veine ombilicale gauche, une partie moyenne réduite, formée par le *canal d'Arantius*, et une partie antérieure constituée comme elle l'était à la phase précédente et mettant le canal d'Arantius en relation avec le sinus proprement dit, c'est le *sinus intermédiaire* (V. fig. 19 à 22).

4° Enfin sur les embryons de 13 jours 1/2, la veine cave intervient dans la formation de ces sinus veineux.

A cette veine cave on distingue maintenant un segment postérieur, un segment moyen et un segment antérieur.

Le *segment postérieur* s'est développé avec le lobule de la veine cave dans le prolongement caudal du méso-latéral et il s'avance dans le lobe droit du foie jusqu'au canal d'Arantius, auquel il vient se joindre à une certaine distance de l'anastomose des veines porte et ombilicale gauche (V. fig. 28 à 34).

Le *ségment antérieur* de cette veine est constitué par la partie antérieure du sinus intermédiaire engagée dans la membrane pleuro-péricardique; cette partie antérieure du sinus est surtout constituée par l'extrémité antérieure modifiée de la veine ombilicale droite.

Le *segment intermédiaire* est représenté par un sinus veineux nouveau que constitue la veine cave inférieure en s'unissant au canal d'Arantius. Il se continue en avant dans le sinus intermédiaire et dans tout son trajet on peut y distinguer une partie droite prolongeant en avant la veine cave et une partie gauche dans laquelle se continue surtout le canal d'Arantius (V. fig. 27 et 28).

Sur ces embryons la veine porte se constitue en arrière de l'union de la veine mésentérique et de la veine splénique, et la veine ombilicale gauche qui persiste seule traverse le lobe médian du foie tout au voisinage de sa face dorsale et immédiatement à gauche de la ligne médiane. Dans les phases ultérieures du développement, il est aisé de s'expliquer comment cette veine ombilicale gauche restée seule, qui s'est continuellement rapprochée de la ligne médiane, finira par y arriver et comment aussi elle gagnera la face dorsale du foie dont elle occupera le sillon médian antéro-postérieur.

Pour la veine cave et le canal veineux d'Arantius les modifications qui doivent se produire encore sont un peu plus compliquées.

Sur un embryon long de 12 millimètres, ces modifications sont déjà achevées.

Le segment postérieur de la veine cave se trouve en continuité directe avec le segment antérieur toujours logé dans la membrane pleuro-péricardique. La veine cave suit le méso du lobe latéral droit (méso-latéral) dans toute son étendue, en partie engagée dans le tissu hépatique, en partie logée dans le tissu conjonctif du méso. D'autre part le canal veineux d'Arantius longe la face dorsale du foie sur la ligne médiane, et arrivé dans le voisinage du point où la veine cave va pénétrer dans la membrane pleuro-péricardique, le canal d'Arantius se dirige vers la droite et débouche dans cette veine. Il semble donc que la partie droite du sinus veineux formé par la veine cave et le canal d'Arantius, dans le foie des embryons de 13 jours 1/2, se soit isolée de la partie gauche et se prolongeant en avant dans le sinus intermédiaire ait ainsi constitué le segment moyen de la veine cave. La partie gauche du sinus a prolongé en avant le canal d'Arantius et ne communique plus avec la moitié droite qu'à l'extrémité antérieure de cette dernière, devenue veine cave. Si les choses se sont passées ainsi, on peut encore interpréter le processus de la façon suivante : du tissu hépatique du lobe droit s'interposant entre la veine cave inférieure et le canal d'Arantius, les aurait séparés l'un de l'autre d'avant en arrière à partir de leur anastomose postérieure et aurait ainsi amené cette division longitudinale du sinus et la formation du segment moyen de la veine cave inférieure. Nous ne présentons cette interprétation que comme une hypothèse assez plausible, mais ne prétendons pas que ce processus ne puisse se produire de façons très différentes.

Liège, le 4 décembre 1895.

Explication des planches I, II et III.

Liste des abréviations employées.

Aorte	A
Canal veineux d'Arantius	CA
— de Cuvier	CC
— et gouttière hépatique / — cholédoque	Ch
— cystique	Chc
Cavité hépato-entérique	Che
— gouttière —	Ghe
— cul-de-sac postérieur	Phe
— péricardique	CP
Duodénum	D
Foie. Lobe médian	Fm
Lobe latéral droit	Fl
— gauche	Fl'
Lobe de la veine cave	Fl2
Estomac	G
Gastro-duodénum	GD
Mésogastre dorsal	Mg
— crête épiploïque	Mg2
Méso-latéral	Ml
Prolongemenat cudal du méso-latéral	MlP

Œsophage	Oe
Pancréas et gouttière pancréatique	P
Poumon	Po
Proamnios	Pra
Paroi abdominale inférieure	PAi
Sinus veineux primitif et sinus veineux proprement dit	S
Sinus intrahépatique	Si
— intermédiaires	Si2
— canal d'Arantius	CA
Tronc droit du sinus veineux. Anastomose des veines ombilicale et omphalo-mésentérique droite	Sd
Tronc gauche du sinus veineux	Sg
Veine ombilicale droite	VO
— — gauche	VO'
Veine omphalo-mésentérique droite et veine porte	Vom
Veine omphalo-mésentérique gauche	Vom,
Veine cave inférieure	Vci

Planche I.

Fig. 1, 2, 3, 4, 5. — Coupes transversales d'un embryon de 11 jours, gross. 48 D. — Les fig. 1 et 2 représentent des coupes obliques en arrière et en bas.

Fig. 6, 7, 8, 9. — Coupes transversales d'un embryon de 10 jours 1/2, gross. 48 D.

Fig. 10 — Coupe transversale d'un embryon de 10 jours passant par la gouttière hépatique, gross. 80 D.

Planche II.

Fig. 11, 12, 13, 14, 15, 16, 17, 18. — Coupes transversales d'un embryon de 11 jours 1/2, gross. 32 D.

Fig. 19, 20, 21, 22. — Coupes transversales d'un embryon de 12 jours 1/2, gross. 32 D.

Planche III.

Fig. 23, 24, 25, 26. — Coupes transversales du même embryon de 12 jours 1/2, gross. 32 D.

Fig. 27, 28, 29, 30, 31, 32, 33, 34. — Coupes transversales d'un embryon de 13 jours 1/2, gross. 32, 5 D.

Dans les planches II et III, les coupes sont rangées de gauche à droite suivant leur situation dans l'embryon d'avant en arrière.

Les coupes 11, 12, 13, 14, 19, 20, 21, 22, 27, 28, 29 passent par la *région antérieure* de la cloison mésentérique. Zones C,D,E.

Les coupes 15, 16, 23, 24, 25, 30, 31, 32 et 33 passent par la *région moyenne* de la cloison mésentérique. Zone B et Zone B'.

Les coupes 17, 18, 26, 34 passent par la *région postérieure* de la cloison. Zone A et Zone B'A.

RECHERCHES

SUR LES

BOURSES MUQUEUSES PRÉROTULIENNES

Par M. BIZE

Aide d'anatomie à la Faculté de médecine de Toulouse.

La région du genou est très riche en bourses séreuses et les auteurs sont d'accord pour reconnaître leur présence constante en certains points fixes : patte d'oie, insertion du demi-membraneux, tubérosité antérieure du tibia sous le tendon rotulien, etc., mais on ne trouve dans les ouvrages classiques que bien peu de renseignements sur les bourses séreuses prérotuliennes qui font l'objet de cette étude. Après Luschka, MM. Poirier (*Archives de médecine*, 1886) et Mouret (*Thèse de Montpellier*, 1892) traitent seuls la question avec quelques détails. C'est pour cela que, sur les conseils et sous la direction de notre maître, M. le professeur Charpy, nous avons entrepris, au laboratoire d'anatomie, les recherches cadavériques dont nous allons exposer les résultats.

Au devant de la rotule se rencontrent d'avant en arrière les plans différents et bien distincts qui suivent :

1° La peau glabre, assez épaisse et résistante, qui présente comme particularité remarquable d'être presque complètément dépourvue de tissu graisseux en avant et au centre de la rotule;

2° Le fascia superficialis, généralement épaissi à ce niveau et assez adhérent au plan sous-jacent; il prend souvent un aspect lamelleux et dense qui peut le faire confondre avec l'aponévrose située au-dessous;

3° L'aponévrose générale d'enveloppe de la cuisse ou fascia lata, qui descend au-devant du genou;

4° Le tendon commun aux trois muscles qui forment le triceps fémoral et qui se divise en deux couches, l'une, profonde, passant immédiatement sur la face antérieure de la rotule à laquelle elle adhère intimement; l'autre, superficielle, qui se sépare de la précédente un peu au-dessus du bord supérieur de l'os et glisse en avant de la portion profonde dont elle est bien distincte.

Il existe entre ces différents plans fibreux résistants trois espaces comblés par du tissu conjonctif : 1° un espace sous-cutané; 2° un espace sous-aponévrotique; 3° un espace sous-tendineux.

Chacun d'eux a des limites différentes qui lui sont formées par l'adhérence, autour de la rotule et à des distances variables, des divers plans qui les contiennent; dans chacun peuvent se rencontrer des bourses séreuses.

Il importe de savoir comment l'aponévrose et le plan superficiel du tendon se comportent au-devant du genou pour y déterminer des espaces indépendants des régions voisines.

Le fascia lata qui se prolonge sur cette région est plus mince devant la rotule que sur les parties latérales, où ses fibres se continuent en dedans avec celles du tendon aplati du couturier, en dehors avec celles du tenseur du fascia lata; en bas il va s'insérer sur les tubérosités du tibia et sur le tendon rotulien; par sa face profonde il s'unit, tout autour de la rotule et plus ou moins près de ses bords, aux fibres de la portion tendineuse superficielle.

Celle-ci, qui provient surtout du muscle droit antérieur, mais à la formation de laquelle concourent aussi les ailerons de la rotule fournis par le vaste interne et le vaste externe, se détache du tendon du triceps à une petite distance du bord rotulien et descend sur les tubérosités du tibia et le tendon rotulien où elle se fixe.

Dans une première série de recherches nous avons établi les limites de ces adhérences de l'aponévrose et du tendon autour de la rotule en procédant par dissection simple, par insufflation et par l'injection de gélatine colorée, et après ces nombreux exercices préparatoires au cours desquels nous avions plusieurs fois rencontré des bourses séreuses en divers points des espaces celluleux, il nous était plus facile d'aborder l'étude de ces bourses mêmes et leur reconnaissance, parfois délicate, au milieu du tissu conjonctif lâche dont les alvéoles, souvent distendus ou communiquants, peuvent en imposer pour de véritables cavités muqueuses à un observateur peu exercé.

Cette explication était nécessaire pour formuler les caractères généraux que nous attribuons aux bourses que nous allons décrire : ce sont des cavités préexistantes à toute ouverture, closes de toutes parts, à mince paroi lisse se continuant, sans interruption sur les bords, de la paroi antérieure à la postérieure; les travées, les cloisons plus ou moins étendues que l'on peut y rencontrer sont également lisses comme les parois. Ces cavités sont généralement humides et l'insufflation les gonfle instantanément, en un seul temps, ce qui les distingue bien du tissu conjonctif dont les cavités, quand il en existe ou qu'on en forme artificiellement, sont irrégulières, anfractueuses, sans limites fixes, sans paroi continue d'enveloppe et où l'insufflation ne se borne pas à remplir la cavité, mais se répand de proche en proche dans les tissus voisins; elle y produit une surface inégale, comme grenue ou globuleuse, qui ne revient plus complètement sur elle-même quand on permet la sortie de l'air.

C'est cette dernière raison qui a fait que nos tentatives pour insuffler ou injecter les bourses muqueuses avant toute dissection préalable ont souvent échoué, l'air ou le liquide pénétrant dans le tissu conjonctif et non dans les bourses mêmes et distendant tout l'espace celluleux jusqu'à ses limites.

En résumé, et nous insistons sur ce point, car il est la base de toute la discussion, nous admettons comme criterium de la bourse muqueuse : 1° la préexistence de sa cavité à toute dilacération ou à tout décollement, la cavité étant d'ailleurs uni- ou pluriloculaire; 2° son gonflement instantané par l'insufflation; 3° l'état lisse et humide de ses parois. Nous ajouterons que la région prérotulienne présente souvent des formes de transition entre la bourse vraie et l'espace conjonctif lâche, et qu'il est certains cas où l'on peut hésiter à se prononcer.

Nos observations ont porté sur 35 genoux d'hommes et de femmes adultes, droits et gauches indifféremment. Dans les 20 premières, nous avons recherché la bourse sous-cutanée et les limites des espaces celluleux sous-aponévrotique et sous-tendineux autour de la rotule. Dans les 15 dernières, nous avons étudié l'existence, la forme, la grandeur et la situation des bourses muqueuses proprement dites dans chacun des espaces celluleux. Nous avons ajouté quelques recherches effectuées sur le fœtus et le nouveau-né et portant également sur les bourses des trois plans.

I. — Bourse prérotulienne sous-cutanée ou superficielle.

Cette bourse muqueuse se trouve simplement signalée par Beaunis et Bouchard (*Traité d'anatomie*), Cruveilhier (*Anatomie descriptive*), Duplay et Reclus (*Chirurgie*), dans les dictionnaires médicaux de Dechambre, Jaccoud, dans l'encyclopédie internationale de chirurgie, dans Velpeau (*Traité d'anatomie chirurgicale*, t. II, Genou). Cruveilhier (*Anatomie pathologique*, t. III, Hygroma), Tillaux (*Anatomie*, 1887) ne parlent que d'une petite bourse sous-cutanée située devant la tubérosité antérieure du tibia, et A. Richet (*Traité d'anatomie*, 1877) signale l'existence d'une bourse séreuse sous-cutanée, dite prérotulienne, qui a des tractus fibreux, peut acquérir de grandes dimensions et dépasser les bords de la rotule et dont la membrane séreuse est très adhérente aux tissus profonds.

Luschka (*Anatomie des Menschen*, t. III, 1865) la décrit sous le nom de bourse muqueuse prérotulienne sous-cutanée, comme vaste et parfois divisée par des lamelles et des filaments en une cavité alvéolaire. Antérieurement, dans les Archives de Müller, 1850 (*Die Bursa mucosa sub patellaris profunda*), il la différencie bien d'une autre profonde — la sous-tendineuse — et la place dans le tissu cellulaire sous-cutané, immédiatement en avant du fascia qui recouvre la rotule. Les bourses superficielle et profonde peuvent communiquer. La bourse sous-cutanée, quand elle s'enflamme, a une base étroite, elle est facilement déplaçable et nettement fluctuante. Il y a rencontré dans un cas des formations, des excroissances lisses, pédiculées, grosses comme des lentilles, ayant la consistance du cartilage et qui étaient formées de vésicules adipeuses avec du tissu conjonctif.

Poirier (*Archives de médecine*, 1886 — *Bourses séreuses du genou*), après avoir expliqué la formation des bourses prérotuliennes par le frottement des différents plans fibreux les uns sur les autres dans les divers mouvements, place la bourse superficielle entre le fascia superficialis et l'aponévrose; sa fréquence est de 75 pour 100; elle occupe, dit-il, toute la surface de la rotule ou une partie seulement, et parfois la déborde, ce développement étant lié aux professions. Elle communique dans un quart des cas avec la sous-aponévrotique, est souvent divisée en plusieurs loges et n'existe ni chez l'embryon, ni chez le fœtus.

Mouret (*Th. de Montpellier*, 1892. — *Considérations sur l'ana-*

tomie du genou) dit qu'on trouve dans le fascia superficialis, composé de tissu conjonctif dense en avant de la rotule, de petites bourses séreuses en nombre variable. W. Roger Williams (*Journal of Anat. et Phys.*, t. XIV, p. 181) en décrit trois : une à la partie supérieure de la rotule, une à la partie moyenne, une troisième plus bas, devant le ligament rotulien.

Nos recherches portant, pour cette bourse, sur 35 genoux, nous ont fourni les résultats qui suivent :

La bourse séreuse sous-cutanée est *intra-fasciale*, c'est-à-dire située dans un dédoublement du fascia superficialis épaissi au-devant de la rotule ; ce fascia lui forme une paroi antérieure assez forte, et la paroi postérieure, qui est mince, est adhérente à l'aponévrose sous-jacente dont on peut cependant la détacher par une dissection soigneuse. Nous nous sommes assuré par quelques dissections qu'il en est de même pour la bourse séreuse olécranienne, au niveau de laquelle le fascia superficialis dédoublé est très adhérent à la peau par son feuillet superficiel et au périoste par son feuillet profond, mais peut être détaché de ces deux tissus. Ses parois sont nettes, lisses, humides et on y rencontre de petits vaisseaux qui parfois font un relief sur les parois et, dans quelques cas, traversent la bourse par un trajet antéro-postérieur direct ou un peu oblique.

Sa fréquence est de 31/35, soit 88 pour 100.

Elle était située :

A la partie supérieure de la rotule	2 fois
Au centre	2 —
Sur l'angle inférieur	5 —
Au tiers inférieur	3 —
Sur la moité inféro-externe	2 —
Sur la moitié inférieure	5 —
Sur le quart inféro-externe	3 —
Sur la moitié interne de la rotule, la dépassant un peu sur le bord interne	1 —
Sur la moitié supérieure, en dépassant les bords de l'os à la partie supéro-interne	1 —

Deux fois elle occupait toute la surface de la rotule, en la dépassant une fois sur le tendon rotulien et une fois sur les bords supérieur et interne.

Trois fois sur trente et une, elles étaient multiples ; une fois les deux bourses étaient situées l'une sur le centre et l'autre sur

l'angle inférieur de la rotule et ne communiquaient pas entre elles; une fois il existait trois bourses non communiquantes situées, l'une au centre, la seconde sur l'angle inférieur, la troisième sur la partie moyenne et externe de la rotule, et une fois aussi plusieurs bourses disséminées sur toute la surface de l'os.

Ces bourses étaient circulaires dans seize cas; en comptant ceux où il existait deux et trois bourses sous-cutanées, ovoïdes à grand diamètre le plus fréquemment longitudinal, douze fois.

Les dimensions très variables ont été trouvées :

Un gros pois aplati..................	3 fois (parmi elles 2 du cas où s'en trouvaient 3).
Une pièce de 0 fr. 50.................	9 fois.
Une pièce d'un franc.................	5 —
Une pièce de 2 francs...............	7 —
0,02 cent. × 0,015 mm. environ......	1 —
0,03 cent. × 0,02 c. environ.........	2 —
0,05 cent. environ de diamètre........	2 —
0,06 cent. × 0,035 mm. environ......	2 —

Ces bourses formaient le plus souvent une cavité unique et régulière. Quatre fois elles étaient composées de deux loges égales ou inégales, une fois de trois loges. Elles communiquaient dans un cas avec les deux autres bourses moyenne et profonde, dans un autre avec des cavités sous-aponévrotiques indépendantes de la bourse moyenne et dans un autre encore avec la bourse sous-aponévrotique elle-même.

Dans un cas, où la partie inférieure de la bourse était traversée par un nombre considérable de tractus fibreux intriqués, nous avons trouvé une formation, de la grosseur d'une petite lentille, détachée et libre dans la bourse, qui présentait l'aspect et la résistance du cartilage. Coupée, elle paraissait formée de tissu graisseux. Luschka, comme nous l'avons vu, a déjà signalé ces productions pariétales.

II. — Bourse prérotulienne sous-aponévrotique ou moyenne.

Signalée sous la même dénomination par Beaunis et Bouchard, ainsi que par Duplay et Reclus, elle est décrite avec quelques détails dans le Dictionnaire de Dechambre et dans Tillaux.

Dans le Dictionnaire de Dechambre (*Genou-Anatomie*), Spillman dit qu'elle occupe les 2/3 inférieurs de la face antérieure de la

rotule et peut-être seulement formée d'un tissu cellulaire lâche. C'est la bourse séreuse prérotulienne, qui peut être uni ou multiloculaire et dont l'inflammation produit l'hygroma.

D'après Tillaux (1887, *Genou*), elle est située non sous la peau, mais sous l'aponévrose. C'est une cavité nette, souvent multiloculaire, qui occupe les 2/3 inférieurs de la rotule et la dépasse fréquemment sur le bord externe; elle est à grand diamètre vertical ou transversal. Elle peut être traversée par des vaisseaux, remplacée par un tissu cellulaire lâche; son inflammation produit l'hygroma.

Luschka, dans son article des *Archives de Müller*, 1850, ne fait pas mention de cette bourse qu'il ne connaissait pas alors; mais plus tard dans son *Anatomie des Menschen*, 1860, il la signale comme pouvant avoir une grandeur variable et la désigne du nom de bourse moyenne prérotulienne sous-fasciale.

Poirier donne pour sa fréquence le chiffre de 75 pour 100; il dit aussi qu'elle peut être remplacée par un tissu cellulaire lâche, qu'elle occupe soit toute la surface de la rotule, soit les 2/3 inférieurs seulement, et qu'elle forme une cavité parfaitement close qui peut communiquer avec la bourse sous-cutanée et plus rarement avec la sous-tendineuse.

Mouret décrit cette bourse séreuse comme pouvant avoir un volume variable et communiquer avec les superficielles; il indique aussi les limites de l'espace sous-aponévrotique, limites qui sont très sensiblement celles que nous avons trouvées nous-même pour cet espace et que nous donnons plus loin.

Nos travaux personnels sur cette bourse se divisent en deux séries d'observations, les unes concernant la recherche de l'existence et des limites de l'espace celluleux sous-aponévrotique, les autres la bourse séreuse elle-même.

A. Espace celluleux. — Situé entre le fascia lata qui descend de la cuisse sur la région antéro-latérale du genou et la partie superficielle du tendon, cet espace est formé de tissu lâche surtout à la partie supérieure; il recouvre toute la face antérieure de la rotule dont les bords lui forment rarement une limite. Des travées fibreuses, résistantes, parties des angles supérieurs de la rotule et de chaque côté de son angle inférieur, le divisent à sa périphérie en plusieurs culs-de-sac interne, externe, supérieur et inférieur, qui se terminent à des distances variables du bord de la rotule, au point où l'aponévrose s'unit aux parties plus profondes : ailerons

rotuliens, tubérosités du tibia, tendons rotulien et tricipital. Des vaisseaux de volume inconstant rampent souvent sur les parois ou traversent l'espace par un trajet direct ou plus ou moins oblique.

Nous donnons ici les résultats les plus fréquents de nos recherches sur les limites périphériques de cet espace :

A la partie interne, il se termine à 2 ou 3 centimètres du bord rotulien et on trouve souvent un étroit prolongement qui, émané de la portion moyenne, arrive jusqu'au condyle interne du fémur.

A la partie externe, il dépasse à peine le bord de l'os de quelques millimètres à un centimètre.

A la partie supérieure, la limite se rencontre à 3 ou 4 centimètres sur le tendon tricipital. De chaque côté de l'adhérence au tendon, existe un cul-de-sac interne et un externe; ce dernier, généralement très vaste, peut présenter des communications plus ou moins grandes avec le tissu cellulaire sous-aponévrotique de la cuisse.

A la partie inférieure, il finit sur le tendon rotulien à environ 2 cent. 1/2 du sommet de l'os.

Nous avons parfois observé que cet espace s'étend sur une partie de la tubérosité interne du tibia et dans un cas il se prolongeait jusque sous les tendons de la patte d'oie.

Nous n'avons noté qu'une fois l'absence complète de cet espace, par une adhérence intime de l'aponévrose au tendon sur toute la surface de la rotule. Dans deux cas, cette adhérence intime, n'existant qu'en certaines zones, divisait l'espace celluleux en deux ou trois cavités bien distinctes, notamment dans une observation où les trois bourses prérotuliennes communiquaient par deux orifices assez vastes et superposés; ces orifices paraissaient dus à une usure des plans fibreux par une excroissance osseuse située à leur niveau, vers l'angle inférieur de la rotule. Dans ce cas, la peau portait la trace d'une cicatrice ancienne en un point correspondant, et tout autour de la bourse sous-aponévrotique le fascia lata faisait corps avec le tendon sous-jacent. Il existait, sur le genou opposé, une cicatrice identique; mais, chose remarquable, au lieu d'une communication entre les trois bourses, on notait au contraire une adhérence considérable entre la peau, l'aponévrose, le tendon superficiel et le tendon profond, adhérences qui ne permettaient la présence d'aucune cavité celluleuse à ce niveau, tandis qu'elle existait sur les autres points de la portion antérieure du genou.

B. Bourse séreuse. — Très constante, puisqu'elle existait 14 fois

sur 15, soit 95 pour 100, elle a une forme circulaire (5 fois) ou ovoïde à grand diamètre, le plus souvent vertical (7 fois contre 2). Elle a un volume assez variable, oscillant entre celui d'une pièce d'un franc et celui d'un petit œuf :

Un franc	5 fois.
2 francs	2 —
5 francs	1 —
Un petit œuf	2 —
0,025 mm. × 0,015	1 —
0,03 cent. × 0,02	1 —
0,03 cent. × 0,025 mm	1 —

Ces dimensions semblent d'ailleurs être inversement proportionnelles avec celles des bourses sous-cutanée et sous-tendineuse.

La bourse peut occuper des points très divers de la surface rotulienne et, sur les quatorze fois où nous avons constaté sa présence, nous ne l'avons jamais rencontrée plus de deux fois sur des points identiques.

Quart inférieur de la rotule	1 fois.
Toute la rotule, sauf l'angle interne	1 —
Partie médiane de la moitié supérieure	1 —
Partie médiane de la surface de la rotule la dépassant un peu en bas et en dedans	1 —
Partie supérieure du bord externe	1 —
Partie centrale	2 —
Moitié inférieure et interne dépassant un peu les bords interne ou externe et l'angle inférieur	2 —
Partie externe du bord supérieur	1 —
Angle externe	2 —
Angle interne	1 —
Moitié interne de la rotule	1 —

Cette bourse a toujours été rencontrée unique, avec des parois le plus souvent lisses, parfois tomenteuses, où l'on observe des saillies fibreuses ou vasculaires. Ces tractus fibro-vasculaires peuvent aussi traverser la bourse par un trajet direct ou oblique.

Dans un cas, elle était séparée en deux portions distinctes, placées verticalement l'une au-dessus de l'autre, par une cloison transversale assez épaisse, percée d'un petit orifice qui permettait la communication.

Dans deux cas, elle communiquait avec la bourse sous-cutanée.

Un genou, que nous avons observé à la salle de dissection et qui

a été le point de départ de ces recherches, portait un hygroma du volume d'une petite pomme aplatie qui siégeait dans cette bourse particulièrement vaste, à parois lisses très épaissies; nous avons constaté l'existence de la bourse sous-cutanée à sa partie antérieure et de l'espace sous-tendineux en arrière.

III. — Bourse prérotulienne sous-tendineuse ou profonde.

Signalée par Beaunis et Bouchard, sous le nom de bourse prérotulienne profonde, et dans le traité de chirurgie de Duplay et Reclus.

Luschka, dans son article des *Archives de Müller*, déjà cité, la décrit avec beaucoup de soin. Elle est fréquente dans la proportion de 10 fois sur 12,occupe surtout le bord supérieur et interne de la rotule plutôt que la ligne médiane et la partie externe. Injectée et insufflée, elle a la grosseur d'une noix et parfois s'étend sur toute la face antérieure de la rotule. Si elle est petite, ses parois sont lisses; si elle est grande, elle a une structure cellulaire dont les lamelles peuvent renfermer de la graisse ou des vaisseaux; la paroi est nette et visible, moins adhérente à la partie antérieure qu'à la postérieure; elle peut communiquer avec la superficielle et renfermer des excroissances cartilaginiformes graisseuses. Au microscope, on y constate des cellules plates polygonales ou bien rondes, c'est-à-dire jeunes, ce qui prouve qu'on a bien affaire à une bourse muqueuse et non à de simples aréoles de tissu conjonctif. Cet épithélium repose sur du tissu conjonctif entremêlé de fibres élastiques, dans lequel on trouve des vaisseaux et des filets nerveux. La bourse enflammée a une large base d'implantation, est peu déplaçable et peu fluctuante.

Dans son *Anatomie des Menschen* de 1865, Luschka répète la description ci-dessus; il dit que la bourse profonde est plus constante que la superficielle, avec laquelle elle peut communiquer ainsi qu'avec la moyenne. Il y signale des filaments tendineux et conjonctivo-vasculaires.

Pour Poirier, elle se rencontre à la partie médiane ou au tiers supérieur de la rotule; elle est petite, peu constante (1/8) et communique rarement avec la moyenne et la superficielle.

Mouret, après avoir donné les limites de l'espace celluleux situé entre la partie superficielle et la partie profonde du tendon

tricipital, limites qui correspondent à celles que nous indiquons plus loin, place la bourse sur la partie médiane de la rotule et parfois sur l'angle supéro-interne. Il note sa communication assez fréquente avec la moyenne par des orifices arrondis ou en forme de fente

Nous avons, comme pour la bourse précédente, divisé cette étude en deux séries d'observations : les unes portant sur l'espace, les autres sur la séreuse même.

A. *Espace sous-tendineux.* — Le tissu conjonctif est moins lâche que dans l'espace précédent; il recouvre d'habitude toute la face de la rotule; mais, par exception, il peut n'en recouvrir qu'une portion plus ou moins étendue. Généralement il dépasse les bords de l'os : vers la partie interne, de un à deux centimètres. Parfois on rencontre un prolongement sur la tubérosité du tibia ou le condyle du fémur;

Vers la partie externe, de quelques millimètres à un centimètre;

Vers la partie supérieure, de deux centimètres;

Vers la partie inférieure, il se prolonge sur une grande étendue du tendon rotulien ou même jusqu'à la tubérosité antérieure du tibia.

Nous l'avons vu une fois se continuer par devant la tubérosité externe du tibia jusque sous l'aponévrose jambière, et une fois aussi à la partie externe et supérieure sous l'aponévrose fémorale. Nous y avons observé des travées fibreuses résistantes, analogues à celles de l'espace sous-aponévrotique et séparant les diverses portions interne, externe, inférieure et supérieure, ainsi que des vaisseaux en nombre plus ou moins grand et de divers volumes, siégeant sous les parois ou traversant l'espace.

B. *Cavité séreuse.* — Un peu moins constante que la sous-aponévrotique, car nous ne l'avons trouvée que 12 fois sur 15 genoux, soit 80 pour 100, elle a une forme circulaire (5 fois) ou ovoïde à grand diamètre vertical (6 fois). Une fois nous l'avons rencontrée très longue et étroite, offrant un aspect fusiforme, allongée dans le sens vertical et formant avec les bords supérieur et interne de la rotule un triangle dont l'aire recouverte de tissu celluleux était nettement séparée par la séreuse du reste de la face antérieure de l'os; la bourse dépassait le bord supérieur de l'os d'un centimètre environ.

Cette séreuse occupe dans l'espace sous-tendineux des positions

variables; cependant nous l'avons trouvée quatre fois au même point quand la bourse était unique et, dans les cas où elle était multiple, une des cavités était toujours située à ce lieu d'élection qui est l'angle supérieur et interne de la rotule.

Nous l'avons rencontrée encore :

Sur la partie médiane de la rotule, la dépassant un peu en haut et en bas................................	1 fois.
A la partie moyenne du bord interne.................	1 —
Occupant les 2/3 internes de la surface................	1 —
Sur l'angle inférieur du tendon rotulien..............	1 —
Du bord interne au bord supérieur qu'elle dépasse un peu..	1 —

Dans les trois cas où il existait plusieurs cavités indépendantes nous avons vu : 1° Deux bourses circulaires de la grandeur d'une pièce d'un franc et situées : l'une à l'angle supérieur et interne, l'autre sur l'angle inférieur de la rotule et le tendon rotulien;

2° Trois bourses circulaires de la grandeur d'une pièce de 0,50 centimes, situées : l'une à l'angle supéro-interne, la deuxième à l'angle supéro-externe, la troisième à la partie moyenne et externe de la face antérieure de la rotule;

3° Quatre bourses circulaires, variant comme grandeur entre une pièce de 0,50 centimes et un gros pois, et situées : la première à l'angle supéro-interne, la seconde à la partie supérieure du bord interne, la troisième à la partie interne du bord supérieur, et la quatrième sur l'angle inférieur de la rotule et le tendon rotulien.

Cet exposé montre nettement la prédominance de la bourse sous-tendineuse à la partie interne de la rotule. Elle s'est toujours montrée à nous avec une paroi mince, lisse, humide, la délimitant exactement, et sans cloisonnements. Nous y avons vu rarement quelques vaisseaux ou quelques filets nerveux faisant relief sur les parois ou à la périphérie.

Notons enfin qne les trois bourses prérotuliennes sous-cutanée, sous-aponévrotique et sous-tendineuse, sont fréquemment situées en des points correspondants de la surface de la rotule et qu'elles se trouvent ainsi situées l'une au-devant de l'autre, soit dans la totalité de leur contour, soit dans une portion seulement. Cette correspondance dans la situation des bourses séreuses est rare pour les trois bourses à la fois; elle se produit plus souvent pour deux quelconques d'entre elles et surtout quand elles sont placées sur la

surface de la rotule plutôt que sur les points extrêmes de ses angles.

Elle favorise la communication des cavités entre elles et nous avons pu voir une fois (fait déjà signalé) une vaste communication entre les trois bourses, et deux fois entre la sous-cutanée et la sous-aponévrotique.

Développement des bourses séreuses prérotuliennes.

Les bourses séreuses prérotuliennes se forment-elles après la naissance ou dans le cours de la vie intra-utérine?

Velpeau (*Recherches sur les cavités closes de l'économie animale*, 1843) a vu une bourse sous-cutanée prérotulienne au quatrième mois de la grossesse.

Pineau (*Thèse de Paris*, 1866. *Études sur les épanchements des bourses séreuses sous-cutanées*) dit que ce sont les bourses sous-cutanées du coude et du genou qui apparaissent les premières, dès le quatrième mois.

Moser (*Morphologische Arbeiten von Schwalbe*, 1892. *Beitrag zur Kenntniss der Entwicklung der Knieschleimbeutel beim Menschen*) constate, au même moment de la vie intra-utérine, la présence de toutes les bourses du genou, sauf les prérotuliennes qu'il n'a pas étudiées.

Tous ces auteurs reconnaissent pour origine aux bourses séreuses en général l'agrandissement et la communication des alvéoles du tissu conjonctif lâche, sous l'action des frottements répétés provoqués par les mouvements dont est animé le fœtus, quand son évolution est assez complète pour que ces mouvements soient possibles, c'est-à-dire vers le quatrième mois.

Nous avons nous-même fait des recherches sur trois fœtus de sexe féminin; le premier mesurait 0,23 centimètres, le second 0,225 millimètres, le troisième 0,26 centimètres et leur âge était par conséquent de quatre mois à quatre mois et demi. Nous avons trouvé chez tous la bourse prétibiale, sous le tendon rotulien, bien formée; mais il nous a été impossible de reconnaître les bourses prérotuliennes, et parmi les espaces sous-aponévrotique et sous-tendineux, le premier seul était bien distinct, renfermant un tissu cellulaire à larges mailles, le second n'existait pas, car les deux portions superficielle et profonde du tendon étaient très adhérentes.

Il est bon d'ajouter que ces fœtus avaient macéré plusieurs mois dans des liquides conservateurs. Nous n'avons pu non plus découvrir de bourse sous-cutanée olécranienne. Sur deux enfants nouveau-nés, nous avons observé les espaces sous-aponévrotique et sous-tendineux formés de tissu conjonctif lâche et la bourse séreuse sous-cutanée déjà bien développée, grosse comme une lentille et située vers la moitié inférieure de la rotule. Il existait au coude de vastes aréoles de tissu conjonctif.

Applications a l'hygroma.

Nous n'avons trouvé dans les traités spéciaux que des données assez vagues sur le siège anatomique de l'hygroma, et il n'y a pas lieu de s'en étonner, puisque l'anatomie de la région n'était pas exactement connue et que la découverte d'un hygroma, si fréquente en clinique, est une exception à l'amphithéâtre.

Les divers auteurs placent tous l'épanchement séreux ou sanguin dans une bourse prérotulienne dont la description correspond tantôt à la sous-cutanée, tantôt à la sous-aponévrotique. Parmi ceux qui entrent dans de plus amples détails, il faut citer :

Cruveilhier (*Anat. pathologique*, t. III), qui divise les hygromas en 2 classes, suivant qu'ils sont situés devant la rotule seulement ou en partie devant cet os et en partie sur le tendon rotulien. Il en a observé deux cas;

Luschka, qui distingue les caractères différentiels des tumeurs provenant de la bourse superficielle et de la profonde, caractères que nous avons déjà relatés;

Schuchardt (*Die Entstehung der subcutanen Hygrome. — Virchow's Archiv fur patholog., Anat.*, 1890), pour qui l'hygroma n'est pas une exsudation dans une cavité préformée, mais une accumulation de sérosité dans les mailles du tissu conjonctif.

Nous avons déjà signalé le cas qu'il nous a été permis d'observer à la salle de dissection et dans lequel l'épanchement séreux se trouvait dans la bourse sous-aponévrotique très distendue, épaissie et de la grosseur d'une petite pomme; mais on ne peut pas tirer de là une conclusion générale et nous croyons qu'à l'inflammation de chaque bourse peut correspondre une forme spéciale d'hygroma, que les cavités séreuses peuvent s'enflammer à la fois ou séparément, que l'inflammation peut se propager d'une bourse à une

autre avec laquelle elle est en contact ou en communication et, enfin, nous admettons la possibilité des tumeurs décrites par Schuchardt, le tissu conjonctif pouvant s'épaissir et se renforcer tout autour d'une zone enflammée et y limiter une collection liquide.

Nous conclurons donc de ce travail que :

1° Il existe au-devant de la rotule des espaces conjonctifs et des bourses muqueuses :

a). Les espaces sous-cutané, sous-aponévrotique, sous-tendineux;

b). Les bourses séreuses sous-cutanée, ou plutôt intra-fasciale ou superficielle, sous-aponévrotique ou moyenne, sous-tendineuse ou profonde.

La bourse sous-cutanée, contenue dans un dédoublement du fascia superficialis, existe dans 88 p. 100 des cas ; elle est le plus souvent unique et située à la partie inférieure de la rotule; sa dimension moyenne est d'une pièce d'un franc.

La bourse sous-aponévrotique, placée entre le fascia lata et le tendon, le plus souvent unique, existe dans 95 p. 100 des cas; elle a une dimension moyenne d'une pièce d'un franc et se rencontre de préférence à la partie inféro-interne de la surface de la rotule.

La bourse sous-tendineuse existe dans 80 p. 100 des cas; elle est située entre les deux portions du tendon du triceps; sa dimension moyenne est celle d'une pièce d'un franc. Elle affecte une prédilection marquée pour la région interne de la rotule.

2° Ces bourses, ou du moins les espaces celluleux dont elles proviennent, préexistent à la naissance et se développent chez le fœtus pendant la seconde moitié de la vie intra-utérine.

3° L'hygroma résulte d'un épanchement liquide dans une de ces cavités séreuses ou dans le tissu cellulaire qui les remplace; mais de nouvelles recherches sont nécessaires pour connaître son siège habituel et ses variétés anatomiques.

Résumé des Observations.

Obs. 1 gen. droit.	B. s.-cut.	Centrale, de la grandeur d'une pièce de 0,50 centimes, traversée par un petit tronc nerveux.
	B. s.-ap.	Au quart inférieur et interne de la rotule, grande comme une pièce d'un franc.
	B. s.-tend.	Très vaste, de forme ovale allongée, elle occupe la partie médiane de la rotule et la dépasse en haut et en bas. Un vaisseau.

Obs.	Bourse	Description
Obs. 2 gen. droit.	B. s.-cut.	Néant.
	B. s.-ap.	Vaste, forme ovale, divisée en deux portions par une travée fibreuse transversale, elle recouvre toute la portion externe et médiane de la rotule ; un nerf assez gros fait saillie sous le bord interne.
	B. s.-tend.	Comme une pièce de 0,50 centimes à la partie moyenne du bord interne.
Obs. 3 gen. gauche.	B. s.-cut.	Plusieurs disséminées devant toute la surface de la rotule, de petit volume.
	B. s.-ap.	Sur la partie médiane et supérieure de l'os, 3 centimètres sur 1 1/2 environ, grand diamètre transversal.
	B. s.-tend.	Vaste, occupe les 2/3 internes de la surface de la rotule, grand diamètre vertical, coupée par une cloison transversale. Les parois ont une coloration rougeâtre.
Obs. 4 gen. gauche.	B. s.-cut.	Partie médiane et supérieure de la rotule, grande comme deux pièces de 0,50 centimes réunies par une portion étranglée. Grand diamètre vertical.
	B. s.-ap.	Vaste, elle recouvre toute la rotule, sauf sur les angles supérieurs, et la dépasse un peu en bas et en dedans. Comme un petit œuf, à grand diamètre vertical. Plaques de tissu graisseux à la paroi postérieure.
	B. s.-tend.	Il n'existe pas de bourse proprement dite, mais seulement l'espace celluleux.
Obs. 5 gen. droit.	B. s.-cut.	Néant.
	B. s.-ap.	A la partie supérieure du bord externe, 2 cent. 1/2 sur 1 cent. 1/2.
	B. s.-tend.	A l'angle inférieur de la rotule. Pièce d'un franc.
Obs. 6 gen. gauche.	B. s.-cut.	Très vaste sur toute la surface de l'os qu'elle dépasse un peu en haut, en dehors et en bas.
	B. s.-ap.	Comme une pièce de 2 francs, centrale, ovale à grand diamètre vertical.
	B. s.-tend.	Comme un haricot, sur l'angle interne.
Obs. 7 gen. droit.	B. s.-cut.	Comme une pièce de 0,50 centimes, à l'angle inférieur de la rotule.
	B. s.-ap.	Néant.
	B. s.-tend.	Deux bourses chacune comme une pièce d'un franc, situées l'une à l'angle interne, l'autre à l'angle inférieur.
Obs. 8 gen. droit.	B. s.-cut.	Comme une pièce de 0,50 centimes sur la partie externe de la ligne médiane, un peu au-dessus de l'angle inférieur. Un petit vaisseau sur le bord interne.
	B. s.-ap.	Vaste, comme une pièce de 5 francs, rendue irrégulière par des travées périphériques, elle présente un cul-de-sac interne à la partie moyenne de la rotule dont elle recouvre la moitié inférieure.
	B. s.-tend.	Comme une pièce de 0,50 centimes, sur l'angle interne, gros lobule graisseux sur la paroi postérieure.
Obs. 9 gen. droit.	B. s.-cut.	Vaste, formée de deux loges communiquantes, sur la partie centrale et inférieure de la rotule et encore divisée en deux parties, antérieure et postérieure, par une large bride verticale percée de deux gros orifices, l'un croissant, l'autre en circulaire.

Observation	Bourse	Description
	B. s.-ap.	Communiquant avec la précédente, grandeur d'une pièce d'un franc, à la partie médiane et interne de la rotule.
	B. s.-tend.	Quatre bourses séparées, occupant diverses places et variant du volume d'un pois à une pièce de 0,50 centimes.
Obs. 10 gen. gauche.	B. s.-cut.	Vaste, surface de la rotule, en la dépassant en bas. Travées fibreuses rougeâtres, épaisses, contenant des vaisseaux.
	B. s.-ap.	Plusieurs cavités largement communiquantes avec la sous-cutanée, une bourse distincte, séparée, petite, sur la partie externe du bord supérieur.
	B. s.-tend.	Comme une pièce d'un franc, sur la partie supérieure et interne de la rotule.
Obs. 11 gen. gauche.	B. s.-cut.	Néant.
	B. s.-ap.	Comme une pièce d'un franc, ovale, à grand diamètre vertical sur l'angle externe.
	B. s.-tend.	Néant.
Obs. 12 gen. droit.	B. s.-cut.	Vaste, surface interne de la rotule, et dépassant sur la partie moyenne sous forme de trois ou quatre petits culs-de-sac. 2 petits vaisseaux traversent.
	B. s.-ap.	Comme une pièce d'un franc à l'angle externe, quelques minces cloisons conjonctives.
	B. s.-tend.	Trois bourses diversement situées et grandes comme une pièce de 0,50 centimes environ.
Obs. 13 gen. gauche.	B. s.-cut.	Comme une pièce d'un franc sur l'angle inférieur.
	B. s.-ap.	Comme une pièce de deux francs, située en partie sur l'angle inférieur de la rotule, en partie sur le tendon rotulien.
	B. s.-tend.	Comme une pièce d'un franc, ovale, à grand diamètre vertical à la partie supérieure du bord interne.
Obs. 14 gen. gauche.	B. s.-cut.	Comme une pièce d'un franc, sur l'angle inférieur de la rotule, elle communique avec une autre toute petite sur le tendon rotulien.
	B. s.-ap.	Comme une pièce d'un franc sur l'angle interne.
	B. s.-tend.	Fusiforme, 3 centimètres sur 1/2 environ, va du bord interne au bord supérieur qu'elle dépasse d'un centim. environ. A cette séreuse correspond, sur l'os, une rainure et, du côté du tendon superficiel, un épaississement qui s'engage dans la rainure.
Obs. 15 gen. droit.	B. s.-cut.	Néant.
	B. s.-ap.	Assez vaste, ovale à grand diamètre vertical, mesurant 2 centimètres sur 3 centimètres, toute la partie interne de la surface de la rotule.
	B. s.-tend.	Néant.

ANALYSE ET COMPTE RENDU

DES TRAVAUX FRANÇAIS ET ÉTRANGERS

F.-L. Genouville. — **La contractilité du muscle vésical à l'état normal et à l'état pathologique.** *Étude clinique et expérimentale.* Paris, Asselin et Houzeau, 1895.

Dans un fort volume de 300 pages, M. Genouville étudie la contractilité du muscle vésical. Son travail est la relation détaillée de nombre d'expériences nouvelles dont voici les résultats essentiels.

Les recherches de M. Genouville se sont tout d'abord portées sur la miction normale. S'aidant d'un dispositif ingénieux, il lui a été possible d'obtenir l'acte vésical pur, débarrassé des influences extérieures (pression abdominale, volonté, etc.) : dans un premier temps, la vessie se remplit par simple écartement des parois; puis ce sont les tissus non musculaires qui cèdent, grâce à leur élasticité, devant le liquide. En ce moment, il n'y a pas encore *distension* et l'organe renferme 83 cent. cubes 43 d'urine. Immédiatement après, la musculature est distendue, elle réagit aussitôt : il y a *envie*, état correspondant à une pression de 15 centimètres d'eau pour 250 centimètres cubes de liquide : 15 centimètres représentent la *pression type*, tandis que 250 centimètres cubes indiquent la *capacité physiologique* de la vessie « assez sensiblement proportionnelle à l'élévation de la pression ».

Ces chiffres se rapportent bien entendu au cas de replétion naturelle; l'injection à la seringue, quelles que soient les précautions prises, se fait toujours trop vite et amène une réaction prématurée ainsi qu'une pression plus forte.

Si, au moment de l'envie, aucun obstacle n'empêche la miction, les parois antérieure et postérieure de la vessie se rapprochent, le diamètre transversal du réservoir ne variant jamais. Les contractions sont tout d'abord partielles, débutant par le bas-fond, et l'urine est expulsée avec une pression variant de 25 centimètres jusqu'à 1 mèt. 50.

D'ordinaire, le phénomène n'est pas aussi simple et, s'il est vrai que le sphincter urétral se relâche au moment de la miction sans aider ni empêcher celle-ci, deux causes influent presque constamment sur elle :

De ces causes, la *pression abdominale* est la plus importante; d'une façon générale, sa marche est parallèle à celle de la pression vésicale lorsque l'une et l'autre sont basses (la vessie étant en état de tonus), mais le parallélisme cesse dès que la vessie se contracte. D'ailleurs, dans tous les cas, la pression abdominale est surajoutée, jamais sa seule intervention ne suffit pour effectuer la miction; elle ne saurait davantage exciter la contraction du muscle vésical. Lorsque cette pression abdominale agit, c'est au début de l'acte, mais son action n'est pas indispensable. L'effort abdominal, d'après M. Genouville, est une habitude pure dont on peut se dispenser.

La *volonté*, à son tour, peut influer sur la miction. Agit-elle sur le muscle lisse de la vessie? Les avis sont très partagés à ce sujet. M. Genouville pense, avec Dubois, que la volonté intervient pour placer la vessie dans les conditions les meilleures pour subir les réflexes : la contraction *volontaire* des muscles abdominaux, d'une part, peut donner au contenu vésical une pression suffisante pour faire naître l'envie; la contraction *volontaire* du sphincter strié, d'autre part, peut arrêter l'émission d'urine.

Ayant ainsi établi la physiologie normale de la vessie, M. Genouville a tenté quelques expériences sur la vessie pathologique. Laissant de côté les vessies tuberculeuses et cancéreuses, pour lesquelles les expériences pourraient être nuisibles, il passe en revue les urinaires vrais (lésions anatomiques de la vessie) et les urinaires faux (vessie indemne, lésions des centres nerveux) :

Chez les *rétrécis*, la contractilité est pendant longtemps augmentée; la pression abdominale entre instinctivement en jeu; les mictions sont fréquentes, non pas que la sensibilité soit exagérée, mais parce que l'hypertrophie concomitante des parois diminue la capacité physiologique. Avec l'air, la contractilité se perd, la vessie ne se vide plus, il y a bientôt *asystolie*, suivant le mot heureux de M. Guyon. La pression d'urine est + 13 pour 90 centimètres cubes environ.

Au sujet des *prostatiques*, les recherches de M. Genouville sont surtout confirmatives. La vessie est d'abord suffisante avec hypersensibilité à la tension ; par suite se produit une augmentation de travail compensée par une hypertrophie musculaire. Puis la vessie conserve un résidu de 50 à 600 grammes. La miction nécessite un effort de début considérable (+ 132 centimètres); peu à peu, la sclérose envahissant, la contractilité diminue pour se réduire à une simple secousse accompagnant l'envie, mais sans effet utile. C'est donc le muscle lui-même qui est atteint, de telle sorte que toute intervention sur la prostate devient illusoire.

Les malades atteints de *cystite* présentent une exagération de sensibilité sans modification de la contractilité. La capacité physiologique est diminuée.

Les urinaires faux, médullaires ou névropathes présentent une pression type abaissée, une contractilité diminuée, une sensibilité à la tension émoussée. Sous l'effet d'un spasme urétral, la miction devient pénible; mais tandis que les ataxiques et les névropathes, après des

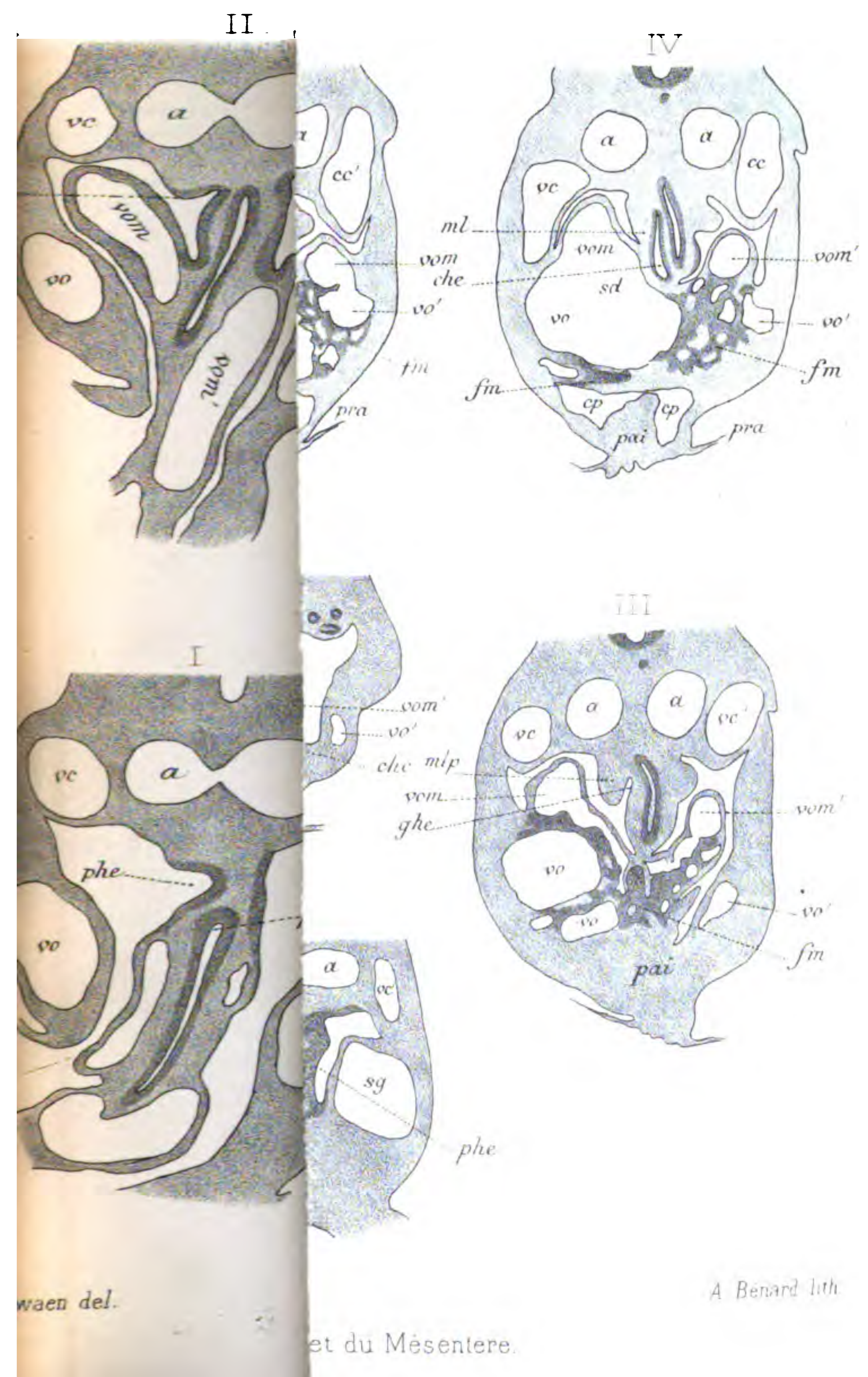
efforts désespérés, arrivent à vider leur vessie, les myéliques sont contraints de réclamer la sonde.

Les névropathes purs, chez lesquels les phénomènes sont exagérés, présentent ceci de particulier que l'envie croît plus vite que la pression : la pollakiurie s'en suit. Mais cette pollakiurie peut être purement psychique, la vessie des névropathes ayant, comme le dit Janet, « une capacité physiologique ».

ÉT. RABAUD.

Le propriétaire-gérant : FÉLIX ALCAN.

Coulommiers. — Imprimerie PAUL BRODARD.

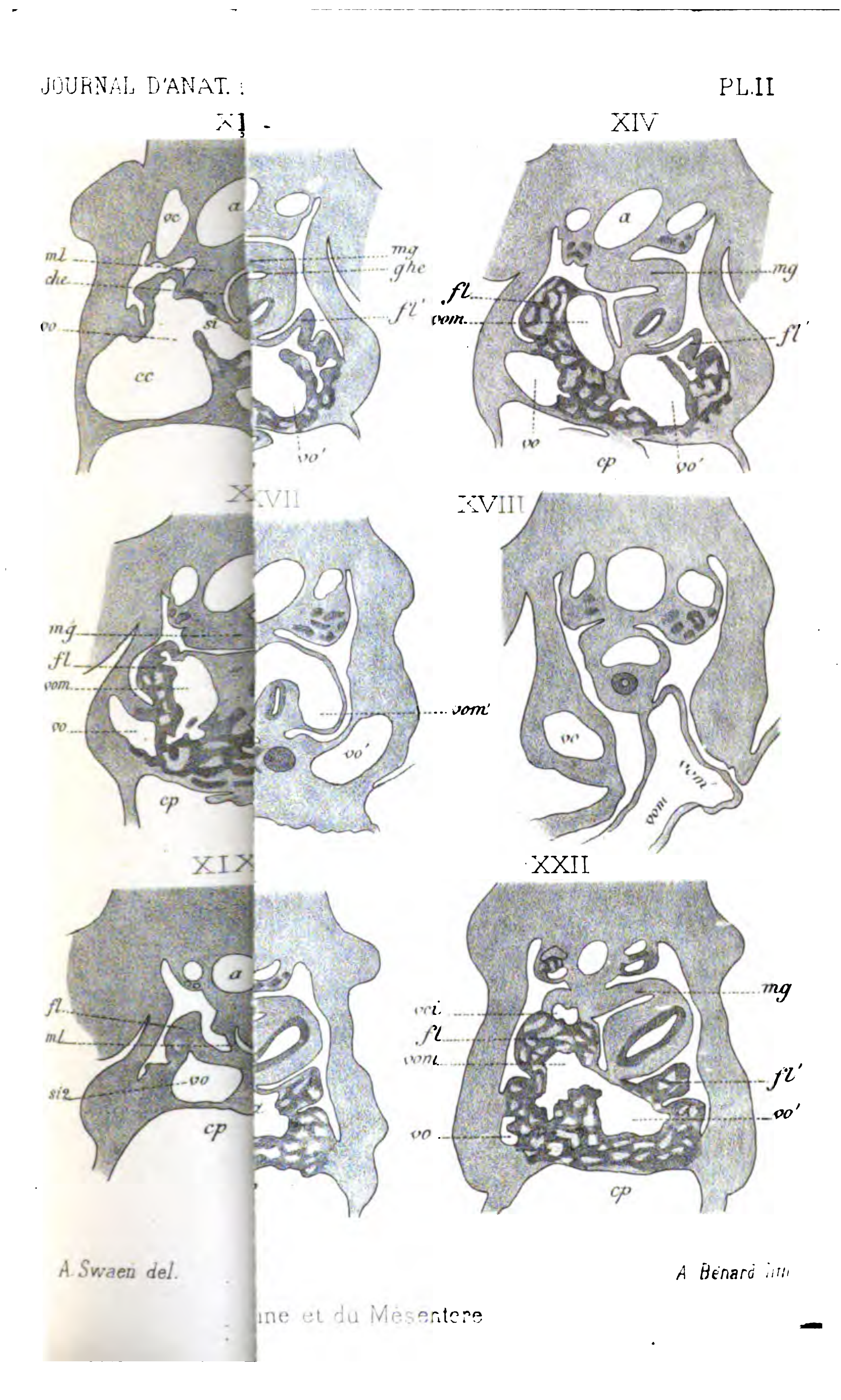


waen del.

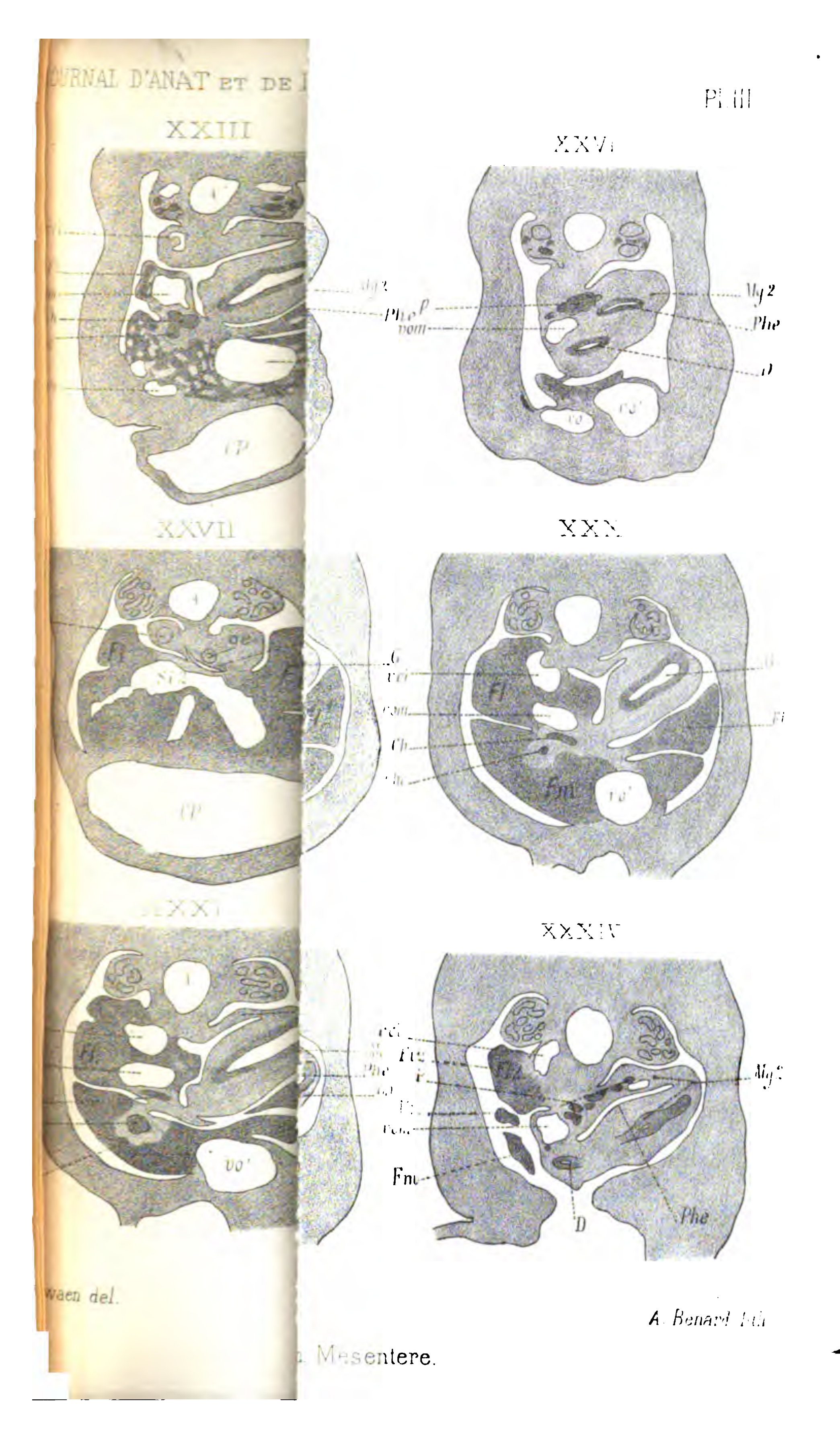
A. Bénard lith.

et du Mésentère.





ine et du Mésentère



waen del.

A. Benard lith

Mesentere.

TABLE DES MATIÈRES

A. SWAEN. — Recherches sur le développement du foie, du tube digestif, de l'arrière-cavité du péritoine et du mésentère (*Planches I, II et III*) 1

BIZE. — Recherches sur les bourses muqueuses prérotuliennes 65

ANALYSE ET COMPTE RENDU DES TRAVAUX FRANÇAIS ET ÉTRANGERS. — La contractilité du muscle vésical à l'état normal et à l'état pathologique, par F.-L. GENOUVILLE (*Et. Rabaud*).

Le *Journal de l'Anatomie et de la Physiologie* paraît tous les deux mois :

CONDITIONS DE LA SOUSCRIPTION

Un numéro .... 6 fr. »
Un an, pour Paris .... 30 »
— pour les départements et l'étranger .... 33 »

CHAQUE LIVRAISON CONTIENT :

1° Des *travaux originaux* sur les divers sujets que comporte son titre, accompagnés de planches hors texte en noir et en couleurs, et de gravures dans le texte;
2° Des *analyses et comptes rendus* de travaux présentés aux Sociétés savantes françaises et étrangères;
3° Une revue des publications qui se font à l'étranger sur la plupart des sujets qu'embrasse le titre de ce recueil.

IL A EN OUTRE POUR OBJET :

La *tératologie*, la *chimie organique*, l'*hygiène*, la *toxicologie* et la *médecine légale* dans leurs rapports avec l'anatomie et la physiologie;
Les applications de l'anatomie et de la physiologie à la *pratique de la médecine*, *de la chirurgie et de l'obstétrique*.

Les ouvrages à analyser, et tout ce qui concerne la rédaction, devront être adressés franco à la librairie FÉLIX ALCAN, 108, boulevard Saint-Germain.

COULOMMIERS. — IMP. PAUL BRODARD.

JOURNAL

DE

L'ANATOMIE

ET DE

LA PHYSIOLOGIE

NORMALES ET PATHOLOGIQUES

DE L'HOMME ET DES ANIMAUX

Fondé par **CHARLES ROBIN** (1864-1885)

Continué par **GEORGES POUCHET** (1885-1894)

PUBLIÉ PAR **MATHIAS DUVAL**

Membre de l'Académie de médecine, professeur à la Faculté de médecine

AVEC LE CONCOURS DE

MM. les Dʳˢ BEAUREGARD, TOURNEUX et RETTERER.

XXXIIᵉ ANNÉE, 1896. — Nº 2. — MARS-AVRIL

PARIS

ANCIENNE LIBRAIRIE GERMER BAILLIÈRE ET Cⁱᵉ

FÉLIX ALCAN, ÉDITEUR

108, BOULEVARD SAINT-GERMAIN, 108

1896

ÉTUDES

SUR L'EMBRYOLOGIE DES CHÉIROPTÈRES

Par MATHIAS DUVAL

(*Suite* [1].)

CHAPITRE QUATRIÈME

LA MASSE AMNIOTIQUE DU MURIN ET LES FORMATIONS ANALOGUES CHEZ DIVERS MAMMIFÈRES. — LA COUCHE DE RAUBER ET L'ECTODERME FORMATIF DU LAPIN. — LA MÉTAGASTRULA DE VAN BENEDEN.

1° *La masse amniotique et les feuillets blastodermiques chez les Chéiroptères.*

Nous consacrerons le présent chapitre à examiner la signification des processus que nous venons d'étudier dans l'hémisphère supérieur ou embryonnaire de la vésicule blastodermique depuis la fin de la segmentation. Ces processus précédemment décrits par fragments et représentés à des grossissements divers, ne peuvent être mieux résumés que par la figure schématique XIII où tous les dessins précédemment employés ont été ramenés à un même grossissement.

Le schéma A (qui répond à la fig. 33, pl. I) nous servira de point de départ. Il représente la vésicule blastodermique constituée par un feuillet cellulaire ectodermique doublé, à la face interne de son hémisphère supérieur, par une masse endodermique. Sur le schéma B (d'après la fig. 36, pl. II), cette masse endodermique s'est étalée en un feuillet d'endoderme encore incomplet, c'est-à-dire ne

1. Voir le *Journal de l'Anat. et de la Physiol.*, n° de mars-avril 1895, p. 93, et n° de septembre-octobre, p. 427.

doublant pas encore tout l'hémisphère inférieur. Alors commence, dans le schéma C (fig. 39), l'épaississement ectodermique qui forme la masse amniotique pleine ; cette masse se creuse en son centre, dans le schéma D (fig. 41-45), puis dans le schéma E (fig. 48-52) se disloque, de telle sorte qu'elle se divise en un fond ou plancher régulier, symétrique, représentant l'ectoderme formateur de l'embryon et de l'amnios, et un couvercle formé de débris irréguliers qui sont résorbés et disparaissent ; c'est ce que représente le

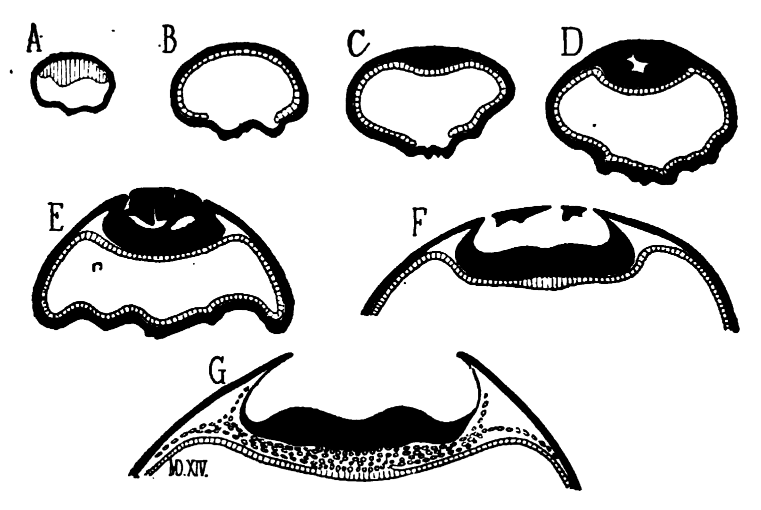


Fig. XIII. — Schémas du développement du Murin depuis la fin de la segmentation (fig. 33, pl. I) jusqu'à la production des plis amniotiques (fig. 92-95, pl. III). Toutes ces figures ont été ici ramenées au même grossissement.

schéma F (fig. 77). Enfin, après disparition de ces débris, on voit l'ectoderme formateur dessiner dans sa partie médiane les premiers rudiments de l'embryon, et sur ses parties latérales les replis amniotiques (schéma G, répondant aux figures 92-95).

Au cours des descriptions ici résumés, plusieurs questions se sont présentées : celle de la ligne primitive et de l'apparition du mésoderme ; celle de la gastrulation (à cet égard la fig. XIII fait suite à la fig. X) ; et enfin celle de la masse amniotique et de son évolution singulière. C'est cette dernière question que nous voulons seule examiner ici ; il est vrai qu'elle nous ramènera à chaque instant à celle de la gastrulation ; mais nous ne pourrons discuter complètement celle-ci que lorsque nous aurons ultérieurement étudiéle mode de formation de la corde dorsale.

Avant de rechercher la signification et les homologies de cette masse amniotique pleine, nous devons nous demander si nos interprétations, ci-dessus résumées, sont bien exactes, c'est-à-dire s'il existe bien, après le schéma A, un stade didermique, sans aucun épaississement local d'aucun feuillet, et si l'épaississement qui apparaît ensuite (schéma C) siège bien réellement et uniquement dans l'ectoderme. Nous trouvons la confirmation de ces faits en étudiant avec soin les descriptions que quelques auteurs ont données de pièces appartenant à ces stades, mais malheureusement avec de nombreuses lacunes.

Van Beneden, après avoir décrit dans son mémoire de 1880 (*Observations sur la maturation*, etc., Archiv. de Biol., I, fasc. 3) l'état correspondant à peu près à notre schéma A (et encore s'agit-il dans ce cas non du Murin mais du Fer à cheval), paraît n'avoir observé, des stades représentés dans notre figure XIII, que la forme correspondant à l'état didermique (schéma B), puis la forme qui résulte de la dislocation de la masse amniotique avec conservation de son plancher. En effet : 1° Dans un premier mémoire [1], il signale, en passant, « l'époque très reculée où l'embryon est encore didermique dans toute son étendue, préalablement à la formation de la ligne primitive et de toute trace de villosités placentaires » (*op. cit.*, p. 13); voilà pour notre schéma B. — 2° Pour le plancher de la masse ectodermique, après dislocation et résorption du couvercle, il nous semble évident qu'on doit le reconnaître dans les descriptions suivantes [2]. « Déjà au stade didermique la tache embryonnaire apparaît, tant dans les coupes transversales que dans les longitudinales, comme une bandelette séparant l'une de l'autre deux cavités fort inégales. La bandelette, plus épaisse en son milieu, amincie suivant ses bords, se continue avec la portion placentaire du blastocyste; elle est formée, comme l'anneau placentaire, de deux couches adjacentes : l'externe est un épithélium cylindrique fort épais; l'interne est une assise unique de cellules plates dans la partie postérieure, cuboïdes dans la partie antérieure de l'embryon [3]. La couche externe se continue, sur le pourtour de l'aire embryonnaire, avec l'épiblaste épaissi de l'anneau placentaire,

1. *De la fixation du blastocyste chez le Murin* (Acad. roy. de Belgique, 1888, n° 1).
2. *De la formation et de la constitution du placenta chez le Murin* (Acad. roy. de Belgique, 1888, n° 2).
3. Voir notre figure 82, pl. III.

la couche interne avec l'hypoblaste vitellin... Des deux cavités séparées par la bandelette embryonnaire, l'une plus étendue est la cavité blastodermique, l'autre moins considérable, la cavité amniotique future [1]. » Cette bandelette, épaisse en son milieu, amincie suivant ses bords, etc., est bien évidemment ce que nous avons décrit comme fond ou plancher, régulier, symétrique, persistant après dislocation de la masse amniotique et résorption des débris du couvercle. Seulement les stades de la masse amniotique et de ses débris ont échappé à Van Beneden [2], qui, si nous rapportons les choses à notre fig. XIII, saute de l'état du schéma B à quelque chose d'analogue au schéma F (moins les débris du couvercle). Et en effet ceci est confirmé par la suite de la description, correspondant à nos schémas F et G. « Le processus (*op. cit.*, p. 6 du tirage à part) qui donne naissance à l'amnios est des plus intéressants. L'épiblaste placentaire forme, sur tout le pourtour de l'aire embryonnaire, partout où il se continue avec l'épiblaste de l'embryon, une sorte d'encoche, dont le sommet dépasse la surface de l'aire embryonnaire. Elle est appliquée contre la face interne de la muqueuse. Elle croît peu à peu vers la voûte de la cavité amniotique. Bientôt l'encoche épiblastique se transforme en un repli, dans lequel s'insinue le mésoderme... »

Les lacunes que présentent les observations de Van Beneden se retrouvent exactement dans celles de Frommel [3]; mais les descriptions de cet auteur vont nous présenter divers faits intéressants, dont l'un nous paraît propre à combler une de nos lacunes, dont

1. Voir par exemple notre figure 80, pl. III.

2. Il est très remarquable de voir que W. Hubrecht avait pour ainsi dire prévu, d'après ses études sur le Hérisson, la véritable signification, le mode de formation de ces parties chez le Murin. En effet, dès 1889, cet auteur disait (A. W. Hubrecht, *The placentation of Erinaceus Europœus*, Quarterly journ. of miroscop. science, 1889, vol. XXX, part. 3, p. 355) : « En comparant la description première donnée par van Beneden avec les rectifications qu'il a publiées ensuite, nous trouvons que la production d'un pli épiblastique, sur toute la région devant donner naissance au placenta, serait un phénomène contemporain de la formation du blastocyste. Cela implique que la cavité située au-dessus de l'aire germinative et qui deviendra la cavité de l'amnios ne serait pas primitivement recouverte « par la muqueuse dénudée », comme dit van Beneden, mais bien par une autre lame toute primitive du trophoblaste. Je n'ai pas étudié cette formation chez le Vespertilio murinus et je ne puis affirmer cette conclusion simplement déduite des descriptions de van Beneden. *Mais si j'avais raison, le processus ici indiqué correspondrait à celui qui a été décrit par Heape sur la taupe, par Keibel et moi sur le hérisson, et par Selenka pour l'Arvicola arvalis.* » Nous verrons plus loin combien nous paraissent exactes ces homologies.

3. Richard Frommel, *Ueber die Entwickelung der Placenta von Myotus murinus*, Wiesbaden, 1888.

l'autre donne lieu à une étude critique qui n'est pas sans intérêt.

Frommel s'est surtout occupé de la formation du placenta; il n'a pas insisté sur le développement de la vésicule blastodermique, et, dans les quelques observations qu'il donne sur ces premiers stades, on voit qu'il est incertain sur l'orientation de l'œuf, sur la distinction de l'hémisphère embryonnaire.

Il décrit d'abord un stade de blastula (la fig. 2 de sa planche I) : « L'œuf, dit-il, est au stade de blastula, c'est-à-dire que sa surface est constituée par une couche de cellules sur une seule rangée, circonscrivant une cavité, dont la moitié environ est occupée par l'endoblaste, sous forme d'une masse de cellules lâchement juxtaposées et munies de gros noyaux sphériques ». Ceci correspond à notre schéma A.

Frommel passe alors à la description de ce qu'il appelle une blastula didermique, et nous fait ainsi connaître un œuf dont l'état est intermédiaire à nos schémas A et B, c'est-à-dire qu'il aurait assisté, mais sans s'en douter, à l'étalement de la masse endodermique, et aurait surpris un stade où cet étalement n'est pas achevé, en ce sens que la masse endodermique, mince et d'une seule couche de cellules sur la plus grande partie de son étendue, était encore épaisse et formée de plusieurs couches en son centre. Ce serait quelque chose d'analogue, mais de plus accentué, de plus net que ce que nous avons représenté dans notre figure 36, planche II. Seulement il hésite sur l'interprétation de cette région de la vésicule blastodermique, il est tenté d'y voir déjà l'apparition du mésoderme. Cette vésicule blastodermique, dit-il (p. 5), est à l'état didermique avec endoderme et commencement de mésoderme. Mais plus loin (p. 6) il ajoute que, quant à ce prétendu mésoderme, les coupes ne sont pas assez heureusement réussies pour qu'il soit possible d'être bien affirmatif à cet égard. Or les dimensions de la vésicule en question (fig. 3 de sa pl. II) montrent qu'on est en présence d'un œuf beaucoup trop petit pour qu'il puisse être déjà question de l'apparition du mésoderme.

Frommel décrit et figure encore une vésicule à l'état didermique (fig. 6 de sa pl. II); mais ici il tombe dans une complète erreur d'interprétation : « La région embryonnaire de l'œuf, dit-il (p. 7), paraît être au stade de la ligne primitive, avec indication d'une plaque médullaire encore très aplatie; mais cette coupe, au moins en ce qui concerne l'embryon, n'est pas faite selon une direction favorable

à l'étude : l'embryon est en dehors de la zone d'adhérence de l'œuf, mais pas précisément au pôle opposé à cette zone. Si l'on nomme dorsal le côté de l'œuf où est l'embryon, la région d'adhérence se trouve être non pas précisément ventrale, mais ventrale et latérale à la fois. » Or l'étude de sa figure montre avec une parfaite évidence que ce qu'il a pris pour une plaque médullaire est le pôle inférieur de l'œuf, la région dite papillifère par van Beneden. Et en effet il représente l'épithélium utérin encore conservé dans cette région, et absent dans l'hémisphère opposé. Enfin ce qu'il indique comme une adhérence, une fusion de l'endoderme avec l'ectoderme, correspond à l'extension non encore complète de l'endoderme, c'est-à-dire à une petite partie centrale de l'hémisphère inférieur (non embryonnaire) où la vésicule est encore monodermique, formée d'ectoderme seul, sans endoderme. En un mot sa figure 6 correspond à notre schéma B, mais qui aurait été renversé dans l'interprétation, l'hémisphère inférieur, papillifère, ayant été pris pour l'hémisphère supérieur, embryonnaire.

Puis les stades suivants de Frommel arrivent tout de suite à la formation des plis amniotiques (nos schémas F et G), la production de la masse amniotique lui ayant entièrement échappé.

En résumé l'analyse des observations de van Beneden et une critique serrée de celles de Frommel viennent confirmer les premiers (A et B) et les derniers (F, G) schémas par lesquels nous avons résumé les faits relatifs à cette période du développement. Mais nulle part encore nous ne voyons décrire rien qui rappelle, même partiellement, la formation et la singulière évolution de la masse amniotique.

Heureusement nous allons trouver une éclatante confirmation de ces faits dans un mémoire de Selenka. Nous verrons que chez un chéiroptère exotique cet auteur a observé la production de l'amnios par une masse pleine, qui se creuse; il a été amené à identifier ce processus avec celui qui accompagne le phénomène de l'*inversion* des feuillets chez les rongeurs. Nous ne rapporterons donc les descriptions de Selenka qu'après avoir été amené nous-même à émettre l'hypothèse que le développement de l'amnios chez le Murin est très analogue à ce qu'on observe chez les rongeurs, et c'est ce qui va résulter de la comparaison de la masse amniotique du Murin avec diverses formations massives, mais appelées à se creuser, qu'on connaît chez divers vertébrés.

2° Coup d'œil sur les processus des formations massives.

Il est de nombreux organes qui, se produisant d'ordinaire par invagination, c'est-à-dire par saillie puis soudure des bords d'une dépression, présentent exceptionnellement un mode de développement massif, c'est-à-dire sont d'abord représentés par un épaississement cellulaire, qui se creuse consécutivement d'une cavité. Tel est notamment, et pour citer un des premiers exemples connus de ce mode de formation, le développement du tube encéphalo-médullaire des poissons osseux. D'après ce qui était connu pour le poulet et pour les batraciens, les premiers auteurs (Baer, Lereboullet) qui étudièrent le mode de formation du système nerveux central chez les poissons osseux, crurent qu'ici aussi l'axe cérébro-spinal prenait naissance par une gouttière qui se fermait sur la face dorsale de l'embryon de manière à constituer un tube. C'est Kupffer qui le premier, en 1868, indiqua que le système nerveux central des téléostéens est d'abord une formation pleine et solide de l'ectoderme, un cordon massif qui se creuse consécutivement d'un canal central. Cette description rencontra des incrédules, ou, pour mieux dire, on tenta d'interpréter le fait en montrant qu'il ne différait qu'en apparence de ce qui se passe chez les autres vertébrés; la seule différence, ainsi que le voulait Calberla, consisterait en ce que la gouttière, large et évasée dans le type classique, serait masquée chez les poissons par le contact intime de ses parois opposées, mais reprendrait ensuite la forme typique par le simple écartement de ces parois. Il ne s'agirait donc pas d'une masse pleine qui se creuse, mais d'un pli limitant d'abord une fente très étroite, qui s'élargirait simplement ensuite.

Les travaux de Gœthe, de Hoffmann et plus récemment ceux de Henneguy [1] ont mis hors de doute les faits et les interprétations de Kupffer : le système nerveux central des téleostéens est bien représenté primitivement par un cordon plein et compact, sans aucune fente préexistante. Cette masse compacte se creuse ultérieurement par destruction des cellules qui en occupent le centre d'après les uns (Hoffmann), par écartement et divergence de ces cellules d'après les autres (Henneguy). De ses récentes recherches sur ce sujet W. Roudnew [2] conclut que le canal central se forme par suite de la

1. Henneguy, *Recherches sur le développement des poissons osseux* (Journ. de l'anat. et de la physiol., 1888).

2. W. Roudnew, *De la formation du canal dans le système nerveux central des téléostéens* (Bibliogr. anatom. de A. Nicolas, 1895, n° 1, p. 43).

fusion des petites cavités intercellulaires qui apparaissent entre les cellules en voie de division au milieu du cordon nerveux. Il fai remarquer que les petits ponts intercellulaires, qu'on observe souvent comme un reste de l'écartement incomplet dans différentes directions des cellules qui se sont divisées, ne peuvent laisser aucun doute que le canal chez les téléostéens ne se développe pas d'après le type de la plupart des vertébrés. Nous pouvons donc dire qu'il y a là, par suite de la multiplication des cellules, une dislocation régulière, aboutissant à la formation d'un canal à parois régulières, dislocation comparable à celle que nous avons vue dans la masse amniotique du Murin, si ce n'est qu'ici la dislocation est moins régulière et aboutit à la formation d'une cavité dont le plancher seul est symétriquement conformé, tandis que son toit ou couvercle est de fragments et débris disposés sans ordre.

Mais ce n'est pas seulement le système nerveux qui, chez les poissons osseux, procède par développement massif; Henneguy a montré qu'il en est de même pour la vésicule optique, la vésicule auditive, la partie moyenne de l'intestin, les protovertèbres, la tige sous-notochordale, etc.

Ces exemples empruntés aux poissons nous suffiront pour montrer la signification générale des développements massifs, et il ne sera pas nécessaire de rappeler des exemples tels que la formation de la cavité pleuro-péritonéale comparativement chez l'amphioxus (invagination endodermique) et chez les vertébrés supérieurs (clivage d'une masse mésodermique dérivée de l'endoderme). Nous dirons seulement que le développement massif s'observe aussi chez les invertébrés, et à propos des études de Giard[1] nous rapporterons seulement la loi suivante que cet auteur a formulée sur ce sujet : « Lorsque, dit-il, dans le développement d'animaux voisins, un organe prend naissance, tantôt par invagination ou reploiement d'un feuillet cellulaire (processus Wolfien), tantôt par formation d'une masse cellulaire pleine qui, plus tard, peut se cliver ou se creuser d'une cavité, ce dernier mode de formation doit être considéré comme une condensation du premier. » Cette loi est très séduisante; mais ne peut-il pas se faire qu'on trouve aussi des animaux chez lesquels le processus de formation massive fasse graduellement retour vers le processus d'invagination? C'est ce qui nous paraît exister chez le

1. Giard, *Sur la parenté des Annélides et des Mollusques* (Compt. rend. Acad. des Sciences, 1890, t. CX, p. 90-93).

Murin ; après dislocation et creusement de la masse amniotique, le développement de l'amnios reprend le type classique par formation de plis amniotiques qui marchent à la rencontre l'un de l'autre pour se souder.

Mais quittons ces exemples généraux de formations massives pour passer à des exemples qui rentrent dans notre sujet même, c'est-à-dire qui se rapportent à l'amnios. A cet égard il nous suffira de rappeler les innombrables figures que nous avons données de la formation de l'amnios, par une masse pleine qui se clive, en étudiant l'inversion des feuillets chez les rongeurs. Chez le Campagnol (*Placenta des Rongeurs*, fig. L à LIII), aussi bien que chez le Rat, la Souris (*ibid.*, fig. LIV et LV) et chez le Cochon d'Inde (fig. LVI à LVIII) nous avons retrouvé ce même processus. Ce n'est pas tout ; dans ce mémoire, nous avons rapporté les observations de Hubrecht sur le Hérisson (*Placenta des Rongeurs*, fig. LXXI-LXXII) et montré que là aussi l'amnios est primitivement représenté par une masse pleine. Si le lecteur veut bien se reporter aux figures citées (*op. cit.*, p. 276), il verra même que le processus se passe chez le Hérisson d'une manière presque entièrement identique à ce que nous avons décrit actuellement chez le Murin.

A propos du Hérisson, nous devons faire ici une rectification qui n'est pas sans importance. Nous avions cru bien comprendre la pensée de Hubrecht, et nous l'avions schématisée par les figures LXXI et LXII publiées dans le *Placenta des Rongeurs* (p. 275-276) ; mais il n'en est rien. Les schémas de la figure LXXI sont exacts ; mais, dans une récente publication [1], Hubrecht fait remarquer que les schémas de notre figure LXII sont une interprétation inexacte de ses descriptions. Il complète du reste son mémoire antérieur par de nouvelles figures et de nouveaux détails descriptifs, car, dit-il (*op. cit.*, p. 25), son premier travail n'était à cet égard qu'une indication préliminaire et pas assez explicite. En reproduisant ici (fig. XIV) les trois figures qui doivent être substituées à notre figure LXII du *Placenta des Rongeurs*, faisons donc remarquer qu'elles montrent l'amnios achevant de se circonscrire par le fait que « le toit trophoblastique de la cavité de l'amnios se clive en deux lames, dont l'une est la paroi amniotique et dont l'autre demeure en continuité avec le trophoblaste périphérique » (Hubrecht, *loc. cit.*, p. 25). Ceci n'est

1. A.-W. Hubrecht, *Die Phylogenese des Amnions und die Bedeutung des Trophoblastes*, Amsterdam, 1895.

pas un détail accessoire, à notre point de vue, car, s'il ne s'agit pas de la production première de la cavité de l'amnios, mais seulement de l'isolement et individualisation de sa paroi ectodermique, il se trouve que précisément chez un chéiroptère, le Rhinolophe, dont nous étudierons plus tard le développement, il nous semble dès maintenant entrevoir un processus tout semblable à celui que Hubrecht vient de préciser pour le Hérisson.

Pour en revenir à la question de la production d'une masse amniotique pleine, qui se creuse bientôt, nous voyons donc que les dispositions étudiées chez le Murin n'ont plus le caractère singulier, invraisemblable qu'elles présentaient tout d'abord. Ces dispositions se produisent ici pendant un stade très court, elles sont transi-

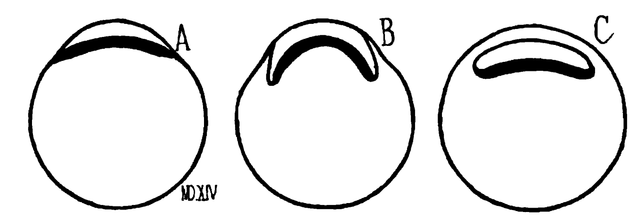


Fig. XIV. — Les stades d'achèvement de l'amnios chez le Hérisson (Hubrecht, 1895). — A, premier stade : une cavité au-dessus de l'épiblaste embryonnaire; — B, stade suivant : clivage du trophoblaste qui est au-dessus de l'épiblaste embryonnaire; — C, stade terminal; une cavité amniotique close indépendante du trophoblaste.

toires, elles ont ainsi échappé aux quelques rares auteurs qui se sont occupés de ce chéiroptère. Il nous était donc précieux de pouvoir montrer qu'elles ne sont cependant pas invraisemblables, à en juger par les dispositions du même genre qu'on rencontre chez d'autres mammifères.

Mais ce n'est pas tout. Non seulement le processus de formation massive, si bien connu pour le tube encéphalo-médullaire des poissons osseux, se réalise aussi pour l'amnios chez divers mammifères, mais il se réalise aussi, et encore pour l'amnios, chez un autre chéiroptère que le Murin, et là il est si accentué qu'il va presque à imprimer au développement des feuillets les caractères de l'inversion que nous venons de rappeler chez le rongeur. Le moment est en effet venu de citer à cet égard les récentes recherches de Selenka.

Pendant son séjour aux Indes orientales, à la recherche de femelles de singes en gestation, Selenka a eu l'occasion de recueillir de nombreuses Roussettes (Pteropus edulis), chauve-souris du sous-

ordre des *mégachéiroptères*. Il en a fait lui-même l'étude en ce qui concerne la formation des feuillets blastodermiques [1], confiant l'étude du placenta à son collaborateur R. Göhre [2]. Il a trouvé là, dit-il (*op. cit.*, p. 209), une nouvelle forme d'inversion des feuillets, forme qu'il aurait également retrouvée depuis chez les chéiroptères d'Europe [3].

Quoique ayant ouvert un très grand nombre de femelles, Selenka déclare n'avoir pu encore surprendre l'ovule en segmentation ; l'œuf le plus jeune qu'il ait pu étudier était déjà une vésicule composée de deux feuillets et se trouvait soudé à la muqueuse utérine. Cet œuf (*op. cit.*, p. 211) avait la forme d'une demi-sphère dont la base épaissie donne naissance à un bouchon qui se projette dans l'intérieur de l'œuf comme une bougie dans une lanterne. La partie convexe de l'œuf proémine libre dans la cavité utérine, tandis que sa base est solidement attachée à la surface de la muqueuse utérine. Sur une coupe on reconnaît d'abord une couche endodermique, qui, sous la forme d'une seule couche continue de cellules, revêt la surface interne de la vésicule blastodermique, ainsi que la saillie précédemment indiquée sous le nom de bouchon. Vient ensuite l'ectoderme, qui forme successivement : *a*, une couche simple de cellules cubiques sur la partie convexe de l'œuf ; *b*, la base ou région aplatie de l'œuf (région placentaire), laquelle est soudée à l'utérus et donne déjà naisance à des saillies pénétrant la muqueuse utérine ; *c*, enfin une masse cellulaire solide, en forme de bouchon, masse qui est encore en contiguïté avec l'ectoderme placentaire, mais qui en diffère déjà au point de vue histologique... Ce bouchon, avec les éléments endodermiques qui le revêtent, représente la région embryonnaire et amniotique. C'est ce que montrent bien ses figures 2 et 4 (fig. XV ci-contre). Dans la dernière on voit ce bouchon ecto-

1. Emil Selenka, *Studien uber Entwickelungsgeschichte*, Heft. 5, chap. 5 ; *Keimbildung des Kalong* (Pteropus edulis), Wiesbaden, 1892.

2. Rudolph Göhre, *Dottersack und Placenta des Kalong* (*Ibid.*, chap. 6).

3. Sur ce fait, qui serait pour nous d'une si grande importance, Selenka ne donne que deux trop brèves mentions. A la page 210, il dit : « Chez les chéiroptères insectivores indigènes il y a aussi un semblable mode d'inversion, fait important, que j'ai eu récemment l'occasion de constater. » Puis, p. 214, il ajoute : « Cette inversion se rencontre encore chez la Taupe, le *Vespertilio*, le Pteropus, quoique ces animaux soient bien éloignés des rongeurs, et que leur vésicule ombilicale se comporte tout autrement chez ces derniers. » Il s'agirait donc, comme chéiroptère indigène, du *Vespertilio*, et sans doute du *Vespertilio murinus*, puisque c'est là l'espèce la plus commune. Selenka aurait donc observé les mêmes faits que nous, ce que nous sommes heureux de noter comme confirmation de nos descriptions.

dermique, ou ectoderme formatif, complètement entouré par un repli en anneau du feuillet interne, par suite séparé de l'ectoderme qui donne naissance aux végétations placentaires, et repoussé ainsi vers le centre de la vésicule blastodermique. « Je possède dit-il, de ce stade, de nombreuses préparations bien concordantes. »

« La transformation la plus importante de cet état de choses consiste dans le creusement de la masse ectodermique (bouchon) primitivement pleine. Ce processus commence par la dégénérescence des cellules centrales, ainsi qu'on peut le conclure de la présence de débris nucléaires irrégulièrement disposés, qui sont épars dans la cavité en voie d'apparition; c'est une forme typique de noyaux

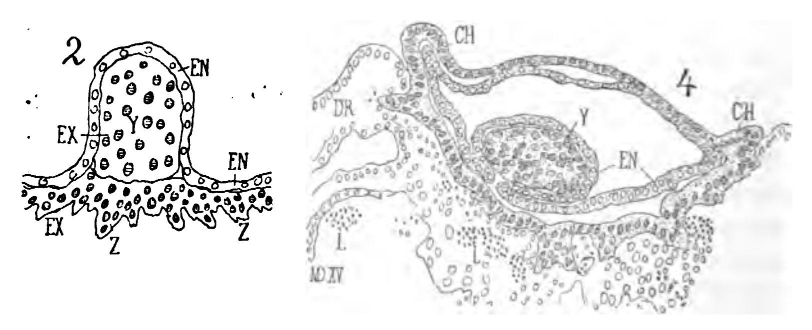


Fig. XV. — Fig. 2 et 4 de la pl. XLI de Selenka (*op. cit.*, 1892).
Masse amniotique du Pteropus.

Fig. 2. — En Y masse de l'ectoderme formatif; — EN, endoderme; EX, ectoderme; — Z, villosités pleines de chorion ectodermique.

Fig. 4. — Vésicule blastodermique plus avancée : — Ch, chorion; — Dr, glandes n'ayant conservé qu'en partie leur épithélium; — L, leucocytes aussi bien dans les glandes que dans le tissu de la muqueuse utérine; les autres lettres comme précédemment.

tombés en décadence. La figure 6 (voir en 6, fig. XVI, ci-contre) dessinée à la chambre claire d'après une pièce admirablement conservée, est remarquable par la saillie *d*; comme sur d'autres pièces du même âge ou un peu plus âgées je ne retrouve pas cette saillie, on en peut conclure qu'elle est sans signification spéciale [1] » (p. 212).

... « Aussitôt que la masse ectodermique pleine s'est creusée, le développement de l'embryon se fait selon les processus classiquement connus, avec cette seule particularité que l'embryon est courbe, avec concavité dorsale, et convexité ventrale. Je possède

1. Il s'agit là sans doute d'un débris informe et destiné à être résorbé comme les débris irréguliers du toit de cavité amniotique primitive du Murin.

une demi-douzaine de stades intermédiaires, depuis le creusement de la masse ectodermique jusqu'à l'étalement du disque germinatif, et toutes ces préparations présentent les mêmes dispositions que les stades correspondants du développement des rongeurs à inversion; c'est pourquoi je n'ai à cet égard qu'à renvoyer le lecteur à mes précédentes études sur ces animaux. »

Selenka donne, comme résumé de ces descriptions, les trois figures schématiques, A, B, C que nous reproduisons dans la figure XVI. Il est facile de voir qu'en effet les choses se passent chez le Ptéropus tout à fait comme chez les rongeurs inversés. La masse amniotique pleine se sépare de la surface de l'œuf, puis se creuse;

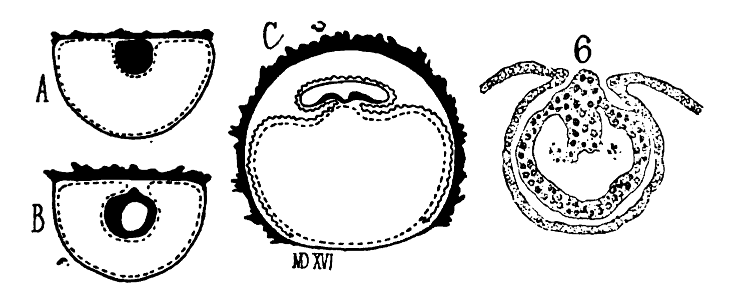


Fig. XVI. — Schémas A, B, C, et fig. 6 de la planche XLI de Selenka (*op. cit.*, 1892).

il n'y a pas, comme chez le Murin (comparer avec la fig. XIII), ouverture de la masse amniotique à la surface de l'œuf, et par suite retour au mode classique de développement de l'amnios, par formation de plis amniotiques ectodermiques. Il resterait donc à déterminer la signification de ce qui se passe chez le Murin. S'agit-il ici d'une forme de passage qui, du mode classique de développement de l'amnios, marche vers le type des rongeurs et du Ptéropus, ou bien au contraire qui dérive de ce dernier type et revient vers le mode classique? Nous ne sommes pas encore en mesure de trancher cette question, déjà posée, dans un sens général, à propos de la loi de Giard rapportée ci-dessus. Il nous semble cependant que nous pencherions plutôt pour la seconde interprétation. En tout cas il ne semble pas que le fait de l'inversion ou du développement de l'amnios par une masse pleine établisse des rapports de parenté entre les animaux qui présentent ce phénomène. Selenka (*op. cit.*,

p. 214 et 217) pense que ce processus est en rapport avec la précocité que montre l'œuf à s'attacher aux parois utérines, précocité qui peut être très variable chez des animaux cependant voisins; et nous espérons trouver quelques éléments pour la solution de ces questions dans l'étude des autres chéiroptères dont nous disposons (Rhinolophes et Pipistrelles). Selenka insiste en tout cas sur ce fait que l'inversion se constate chez des mammifères très éloignés les uns des autres, tels que la Taupe, le Rat, le Cochon d'Inde et les chéiroptères, et il ajoute que ce processus pourrait bien être constaté encore chez quelques autres déciduates. C'est précisément sur ce dernier point que nous voudrions insister, en examinant quelques formations qui nous paraissent des formes aberrantes de ce que nous avons étudié chez le Murin.

Remarquons cependant encore que d'après les figures que Selenka a données des premiers stades du développement des singes, et en présence des dispositions que présente la cavité amniotique dans les œufs les plus jeunes que cet auteur ait pu observer, il nous semble bien certainement que l'amnios de ces mammifères supérieurs doit se développer également par une masse pleine, qui se creuse ensuite; mais Selenka n'a pu observer les tout premiers stades [1], c'est-à-dire ceux auxquels nous supposons que l'amnios doit être une formation ectodermique massive, de sorte que la question ne peut être encore résolue. Elle est cependant d'autant plus intéressante qu'elle s'applique également à l'embryologie de l'œuf humain, pour lequel divers auteurs ont été amenés à supposer semblablement une inversion primitive des feuillets, et par suite une formation amniotique d'abord massive. Cette hypothèse a été émise pour la première fois par Spee [2]; approuvée par Minot [3], elle a été combattue par Keibel [4]; puis elle vient d'être reprise tout récemment par F. Mall [5]. Mais cette question est encore trop hypothétique, pour que nous la discutions ici.

1. E. Selenka, *Studien über Entwick., etc.*, Heft. V, p. 201, 202 (1891).
2. Graf von Spee, *Beobachtung an einer menschlichen Keimscheibe mit offener medullarrinne und canalis neurentericus* (Arch. f. Anat. u. Physiol; Anat. Abth., 1889, p. 159).
3. Ch. Sedg. Minot, *Human Embryology*, New-York, 1892 (p. 143).
4. Fr. Keibel, *Ein sehr junges menschliches Ei* (Arch. f. anat. u. Physiol. anat. Abth., 1890, p. 250). — Voir une analyse de ce travail in : *Journ. de l'Anat. et de la Physiol.*, 1890, p. 420.
5. F. Mall, *A human Embryo of the second Week* (Anatom. Anzeiger, 5 août 1893, n° 18, p. 630).

Nous aurons au contraire grand intérêt à discuter la signification des faits observés sur la Taupe par Lieberkühn et Heape, sur le Porc par Weysse. Ici en effet il ne s'agit pas de remonter hypothétiquement d'un stade observé à un stade antérieur qu'on suppose, mais de discuter l'interprétation qu'il faut donner à un stade tout à fait primitif directement soumis à l'observation.

3° *Productions analogues observées chez la Taupe et chez le Porc.*

L'étude des feuillets blastodermiques chez les mammifères est hérissée de difficultés qui résultent surtout de ce qu'on arrive rarement à se procurer tous les stades du développement pour un seul et même animal. On est donc conduit à emprunter les éléments de démonstration à des espèces différentes. Cette manière de procéder a amené, dans la conception du mode de formation des feuillets, des résultats contradictoires, en même temps qu'elle produisait plusieurs observations demeurées plus ou moins énigmatiques, faute de points de comparaison. Il est toute une série de faits de ce genre que nous croyons devoir analyser et critiquer ici, pensant qu'ils pourront trouver quelque lueur d'explication nouvelle dans leur comparaison avec les phénomènes plus régulièrement suivis du développement du Murin. Tels sont les faits observés sur la taupe par Lieberkühn et Heape, sur la truie par Weysse, sur la chienne par Lieberkhün, et enfin chez la lapine par Rauber.

a. Lieberkühn et la tache embryonnaire (disque germinatif) de la Taupe. — Dans son mémoire sur les feuillets blastodermiques des mammifères, publié à l'occasion du jubilé de H. Nasse, Lieberkühn [1] décrit d'abord un œuf de Taupe à la fin de la segmentation; cet œuf a un diamètre d'environ douze centièmes de millimètre (0, 12). « Dans les stades qui suivent immédiatement, dit-il, l'œuf conserve les mêmes dimensions, mais dans son centre s'est accumulé un liquide, et la cavité qui contient celui-ci est telle que, sur la plus grande partie de son étendue, elle est limitée par une seule couche de cellules, et sur une petite partie par un amas de cellules en couches multiples. Ce dernier point est la tache ou épaississement embryogène formé par la continuation de la couche unicellulaire, à la face interne de laquelle est attaché ce qu'on nomme le *résidu vitellin* (Rest der Dotterzellen; fig. 1. — Voir fig. XVII en 1)...

1. N. Lieberkühn, *Uber die Keimblätter der Saugethiere*. Marburg, 1879.

Il est remarquable que l'œuf n'ait pas changé de volume en passant des dernièrs stades de la segmentation à cet état de vésicule blastodermique. Sans doute l'espace central rempli de liquide s'est-il formé simplement par ce fait que les cellules, primitivement sphériques, sont transformées en cellules polyédriques aplaties. — On admet généralement jusqu'ici que la suite du développement consiste en ce que le résidu vitellin s'étale au-dessous de l'ectoderme, donnant ainsi naissance à l'endoderme, de sorte que le disque embryonnaire se trouve en fin de compte formé d'un ectoderme et d'un endoderme chacun d'une seule couche de cellules... »

C'est contre cette interprétation qu'il apporte ses observations sur la Taupe. Déjà, en 1875, à la Société des naturalistes à Marbourg, il avait fait remarquer que l'ectoderme de la Taupe, à ce stade, est, au niveau du disque embryonnaire, épais et présentant une superposition de plusieurs cellules. Ce sont ces observations qu'il vient confirmer dans le présent mémoire. Lieberkühn passe alors à la description du disque germinatif ou embryonnaire d'un œuf de Taupe mesurant 1 millimètre en diamètre. Nous devons tout de suite faire remarquer qu'il passe ainsi, sans intermédiaires, d'un œuf du diamètre de 0,12 à un œuf du diamètre de 1,00, c'est-à-dire de dimensions dix fois plus considérables; que par suite il s'est évidemment passé, entre le premier et le second de ces œufs, des transformations qui lui ont échappé, et que rien ne l'autorise à voir, dans l'épaississement ectodermique qu'il va décrire (fig. XVII en 5, ci-contre), la suite, le résultat de la transformation du résidu vitellin de sa fig. 1... C'est exactement comme si, sur notre figure XIII, nous sautions, sans intermédiaire, du schéma A au schéma D et voulions voir dans le renflement ectodermique de ce dernier la suite de la masse endodermique figurée dans le premier; et encore n'y a-t-il même pas entre les schémas A et D une différence de dimensions aussi considérable que celle qui existe entre les deux stades étudiés par Lieberkühn, puisqu'ici (fig. XIII) le schéma D n'est pas trois fois plus large que le schéma A, tandis que le second œuf de Lieberkühn est dix fois plus large que le premier. Nous pensons donc qu'il y a eu bien réellement, entre les deux stades qu'il a étudiés, étalement de la masse endodermique (résidu vitellin), d'où formation d'une vésicule blastodermique à deux feuillets minces et chacun d'un seul rang de cellules (schéma B, fig. XIII), puis que l'ectoderme a présenté un épaississement local (schéma C, fig. XIII),

lequel s'est creusé; et c'est seulement dans ce dernier état que Lieberkühn a repris l'observation. Ceci étant dit, nous n'avons qu'à reproduire les descriptions et les figures de l'auteur, et l'interprétation réelle de ces faits sautera aux yeux.

« Une série de coupes sur le disque germinatif ou région du résidu vitellin d'un œuf de Taupe d'un diamètre d'environ 1 millimètre, montre les dispositions suivantes : sur une coupe des bords du disque germinatif, lequel a une forme lenticulaire, on voit, dans la région médiane, une superposition de quatre à cinq cellules

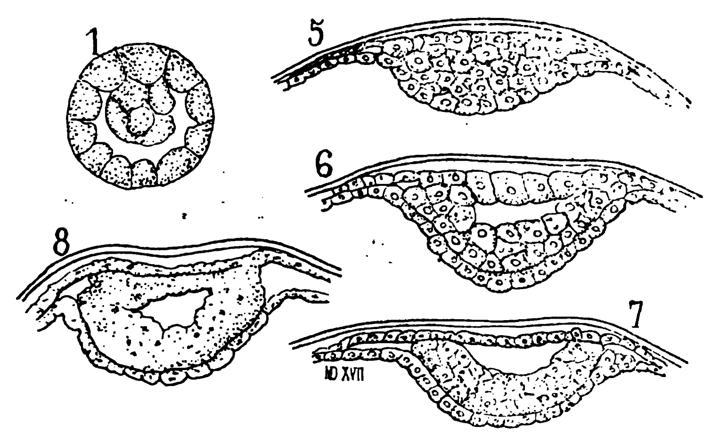


Fig. XVII. — Reproduction des figures 1, 5, 6, 7, 8 de Lieberkühn (Keimblätter, 1879).

Fig. 1. — L'état le plus jeune de la vésicule blastodermique de la Taupe : pièce un peu ratatinée par le liquide de Muller. Le point épaissi (tache embryonnaire) ne montre pas des lignes de séparation bien nettes entre les cellules.

Fig. 5. — Coupe passant par le bord de la tache embryonnaire; — fig. 6, 7 et 8, les coupes qui succèdent à la précédente. Toutes ces figures sont au même grossissement (Hartnack, Ocul. III; object. 5).

(fig. 5 de Lieberkühn, fig. XVII ci-contre, en 5), de deux ou trois seulement dans les parties latérales. Ces cellules ne sont pas disposées régulièrement en couches distinctes, mais pêle-mêle; elles sont arrondies ou polyédriques. Mais sur les parties latérales elles deviennent presque plates, et forment, sur une très courte étendue, deux couches bien distinctes, qui se continuent ensuite avec la paroi à une seule couche du reste de l'œuf, c'est-à-dire avec l'ectoderme. Sur la coupe suivante (fig. 6 de Lieberkühn, fig. XVII ci-contre en 6), on trouve une petite cavité au milieu de cette formation. Le toit de cette cavité est constitué d'une couche simple de cellules arrondies, de dimensions diverses, qui, sur les bords de la

formation, se continuent d'une part avec la couche ectodermique à cellules plates, et d'autre part avec les éléments qui forment le plancher de la cavité. Les cellules de ce plancher forment deux couches, dont l'une, qui limite la cavité, est épaisse, présente des superpositions de deux ou trois cellules irrégulièrement disposées, et s'infléchit latéralement pour se continuer avec les éléments du toit, tandis que l'autre, située vers la cavité de l'œuf, n'est que d'une seule rangée de cellules et se continue latéralement avec l'ectoderme du reste de l'œuf. La coupe suivante (fig. 7 de L. — fig. XVII ci-contre en 7) diffère de la précédente en ce que la couche de cellules qui forme le plancher de la cavité, est plus indépendante, mieux limitée vers les bords. Dans la coupe suivante (fig. 8 de L. — fig. XVII, en 8), la cavité est plus petite, et son toit est formé de deux couches de cellules, dont l'une est en continuité avec l'ectoderme du reste de l'œuf, tandis que l'autre se continue avec le plancher de la cavité. Ici encore la couche qui limite la cavité générale de la vésicule blastodermique se dessine comme bien distincte et se continuant, vers les bords, avec l'ectoderme. Dans les coupes suivantes la petite cavité disparaît, et les choses se présentent de nouveau comme dans les premières coupes. »

Il est impossible, à l'inspection de ces figures, et à la lecture de cette description, de ne pas reconnaître qu'on est en présence de deux feuillets blastodermiques, savoir l'endoderme, si parfaitement représenté dans ces figures, et l'ectoderme qui a formé une masse dans le centre de laquelle s'est produite une cavité. Nous sommes, en un mot, en présence d'une masse ectodermique d'abord pleine, et actuellement en voie de creusement par une véritable dislocation; et en effet l'auteur insiste à plusieurs reprises sur ce que les cellules ne sont pas en assises régulières, mais disposées pêle-mêle. Lieberkühn (*op. cit.*, p. 5) déclare n'avoir pu étudier, sur des coupes, des disques germinatifs plus jeunes : ils sont alors si peu étendus qu'on a peine à en reconnaître la place ; aussi a-t-il cherché en vain à connaître le mode de production de la petite cavité en question. Ses pièces ont été traitées par le liquide de Muller ; se défiant des effets de ce réactif, il a dans un autre cas employé l'acide picrique. Il s'agissait d'un disque large de deux dixièmes de millimètre. Là aussi il a retrouvé la petite cavité, mais plus étroite, sous forme de fente transversale.

Ne pouvant compléter ses études sur la taupe, il s'est adressé à

la vésicule blastodermique de la chienne, où il a trouvé des dispositions analogues. Nous y reviendrons plus loin. De ces observations diverses, il est amené à la conclusion (*op. cit.*, p. 7) suivante : « Quand on se demande ce que deviennent les éléments superposés en couches multiples du résidu vitellin, il n'y a pas d'autre interprétation possible que d'admettre qu'une faible partie de ces éléments a donné naissance à l'endoderme, mais que la plus grosse partie s'est incorporée à l'ectoderme primitif, si mince, et l'a transformé en cet ectoderme épaissi que nous venons de voir. Ainsi s'explique que l'ectoderme, primitivement d'une seule couche, présente ensuite des stratifications multiples. Il est d'autre part impossible que l'endoderme, actuellement si mince et si peu étendu, représente toutes les cellules primitives du résidu vitellin. »

A cela nous répondrons : 1° que le résidu vitellin (masse endodermique) observé sur un œuf du diamètre de 1 dixième de millimètre n'est que suffisant pour former le revêtement endodermique de la tache embryonnaire d'un œuf de 1 millimètre de diamètre, tache embryonnaire qui mesure elle-même 2 millimètres de largeur (remarquer que dans la fig. XVII toutes les figures sont à un même grossissement) ; — 2° que du reste, à ce second stade, l'endoderme est certainement plus étendu que ne l'a cru Lieberkühn; qu'il n'existe pas seulement au niveau du disque germinatif ou tache embryonnaire, mais revêt déjà au moins tout l'hémisphère supérieur de l'œuf; — 3° que le résidu vitellin (masse endodermique) n'a rien à voir dans l'épaississement ectodermique creux; qu'il s'agit là d'une formation absolument propre à l'ectoderme primitif, lequel s'est épaissi localement en une masse pleine, par prolifération de ses éléments ; — 4° et enfin que les interprétations de Lieberkühn sont erronées parce qu'il a comblé par des hypothèses pures l'énorme lacune qui se trouve dans ses observations entre deux vésicules blastodermiques dont la seconde a un diamètre dix fois plus grand que la première (fig. XVII).

b. Heape et le blastoderme de la taupe. — Heape a publié, de 1882 à 1886, une série d'études sur le développement de la taupe. Dans son mémoire de 1883 [1] il décrit la même formation observée par Lieberkühn, mais la suit d'une manière plus complète. Nous donne-

1. Walter Heape, *The Development of the Mole* (Talpa europæa); *the formation of the Germinal Layers, and early development of the Medullary Groove and Notochord* (Quarterly Journ. of microscop. Science, 1883, vol. XXIII, new ser., p. 412).

rons d'abord un abrégé de ses descriptions, avec quelques-unes de ses figures, en présentant au fur et à mesure quelques considérations critiques que nous compléterons ensuite dans une vue d'ensemble. Nous sommes forcés, précisément pour étayer ces critiques, de remonter, comme nous l'avons fait pour Lieberkühn, jusque vers la fin de la segmentation, et nous tâcherons de comparer chacun de ces stades avec ceux que nous avons observés chez le Murin.

Heape décrit, sous le titre d'*œuf arrivé à la fin du stade de segmentation*, un œuf dont il donne une figure à peu près exactement semblable à notre figure 24 (pl. I), si ce n'est que la couche des cellules externes (qu'il appelle feuillet externe et non encore *épiblaste*) est plus étroitement appliquée sur la masse interne de cellules endodermiques (il nomme *masse interne* ce que les Allemands nomment *résidu vitellin, Rest der Dotterzellen*; ce que, avec Van Beneden, nous nommons *masse endodermique*). — Il passe ensuite à la description d'un œuf (*op. cit.*, p. 417) où une fente s'est produite entre la masse interne et le feuillet externe; la figure qu'il en donne est intermédiaire entre notre fig. 24 et notre fig. 25. Le blastopore a entièrement disparu : « On ne peut reconnaître le point correspondant à celui qu'occupait primitivement ce blastopore; mais il me semble qu'il y a de bonnes raisons, en comparant le développement du lapin et de la taupe avec les mammifères qui présentent l'inversion blastodermique, pour penser que l'opinion de Beneden est exacte, à savoir que la masse interne demeure attachée précisément sur le point du feuillet externe où était primitivement l'orifice en question. » — Il n'y a que peu ou pas de différence de volume entre cet œuf et le précédent (de même qu'il y aurait peu de différences entre l'œuf de notre fig. 24 et un œuf un peu moins avancé de la fig. 25). — Vient alors un œuf dont le diamètre a doublé, comparativement aux deux précédents. Cet œuf nous paraît donc répondre à peu près à ceux de nos figures 33, 34, ou être un peu moins avancé. — Ainsi, jusque-là, ses stades sont à peu près superposables aux nôtres. Mais alors il passe à la description d'un œuf dont le diamètre est triple de celui du précédent. Ceci nous amène à penser qu'il y a dans ses observations une lacune, et que, en raison de ses dimensions, l'œuf en question correspondrait à peu près à ceux de nos figures 41, 45 (voir la fig. XIII, en D); il est évident cependant que nous ne saurions conclure d'après la comparaison des dimensions de l'œuf chez des animaux différents. Mais

on va voir que la description de cet œuf répond exactement à celle de nos figures 41, 45, ou même à un stade un peu plus avancé (celui de notre fig. 47). Cette fois nous pouvons dire qu'il y a dans ses observations une grosse lacune, et que, pendant les stades correspondants à cette lacune, des tranformations importantes se sont produites. Le fait de ne pas connaître ces transformations rend

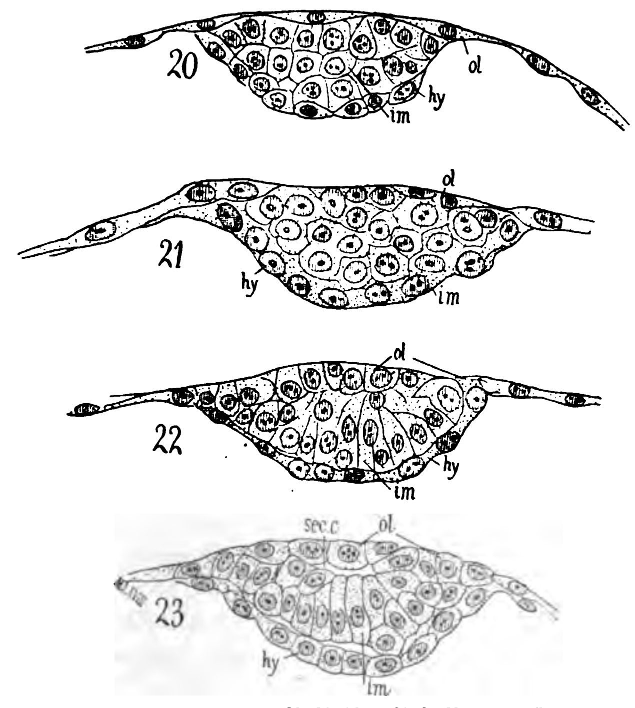


Fig. XVIII. — Reproduction des figures 20, 21, 22 et 23 de Heape : « Coupes au niveau du centre de la masse interne de quatre diverses vésicules blastodermiques. On y voit la formation de l'hypoblaste aux dépens des cellules de la masse interne. Dans les deux dernières, les cellules du feuillet externe, au-dessus de la masse interne, ont augmenté en nombre et en volume, et les cellules de la masse interne sont devenues cylindriques. »

entièrement hypothétique l'interprétation des dispositions que présente ce quatrième œuf. Nos observations présentent aussi des lacunes à cette période, mais des lacunes moins considérables, et grâce à la connaissance du stade des figures 35 et 36, puis des figures 39, 40, nous avons la notion d'une période où l'œuf est absolument didermique, puis d'une période où l'ectoderme s'épaissit dans la région embryonnaire (ou amniotique). Nous sommes

donc ainsi amenés à interpréter, de par les faits et sans hypothèses, les dispositions analogues à celles présentées par nos figures 41, 45, 47, c'est-à-dire par des œufs très analogues au quatrième œuf observé par Heape; et notre interprétation diffère singulièrement de celle présentée par cet auteur, comme on va le voir.

La figure XVIII reproduit les coupes que Heape donne de ce quatrième œuf et d'autres semblables. D'après l'étude que nous avons faite précédemment nous n'hésitons pas à interpréter cet aspect en disant qu'une couche endodermique s'est formée par étalement de la masse endodermique primitive (masse interne de Heape), et que l'ectoderme a formé un épaississement (notre masse amniotique) dans lequel commence à se produire la fissuration qui aboutira à une dislocation. Voici au contraire comment Heape interprète les présentes dispositions. N'ayant pas observé le stade didermique pur, il part du stade très antérieur représenté par une masse interne adhérente à un point du feuillet externe. « L'œuf continuant à augmenter de volume, la masse interne s'accroît aussi, change de forme, et s'aplatit contre la région du feuillet externe où elle est appliquée; puis les cellules qui composent cette masse interne se disposent en deux couches. Cette disposition ou différenciation se fait de la manière suivante : les cellules qui sont du côté de la cavité blastodermique se séparent du reste de la masse interne, c'est-à-dire de la principale portion de cette masse, et forment une simple couche d'éléments disposés sur la surface interne de cette masse; cette couche est l'hypoblaste [1]. L'hypoblaste dérive donc de cellules résultant de la multiplication de la masse cellulaires interne qu'on trouve sur l'œuf arrivé à la fin du stade de segmentation. Les figures 20 à 23 (fig. XVIII ci-contre) représentent ces transformations, on voit que par places les cellules de la partie inférieure de la masse interne deviennent plus plates que les autres, et se teignent plus fortement par l'hématoxyline : ainsi se forme graduellement un feuillet continu (fig. 21) qui se sépare du reste de la masse (fig. 22). Les autres cellules de la masse interne augmentent en nombre et prennent une forme

1. L'hypoblaste est déjà bien visible sur la figure 20 de Heape; pour nous il existe déjà depuis longtemps dans ce stade; il existe, bien différencié, depuis l'étalement complet de la masse endodermique ou reste vitellin. Il ne dérive pas de ce que Heape appelle masse interne et qu'il représente dans sa fig. 20; la masse interne ici figurée était un épaississement ectodermique.

cylindrique, en même temps qu'elles sont séparées, par *une étroite cavité centrale*, d'avec le feuillet externe. Les cellules de ce feuillet externe, dans la région de la cavité en question, augmentent aussi en nombre et deviennent plus épaisses (plus hautes) que leurs voisines... Quant au feuillet hypoblastique, après s'être détaché de la masse interne primitive, il en demeure séparé jusqu'à l'époque de la formation du mésoblaste ; il ne s'accroît que par la multiplication de ses propres cellules, et arrive ainsi à revêtir complètement la surface interne de la vésicule blastodermique. » (*Op. cit.*, p. 420.)

Heape s'occupe alors du reste de la masse interne et du feuillet

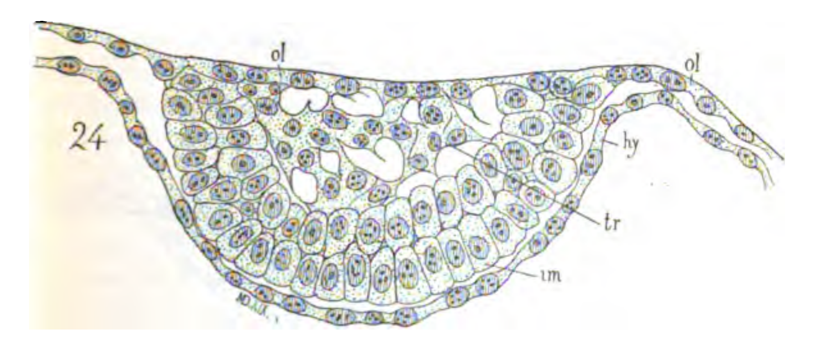


Fig. XIX. — Reproduction de la figure 24 de Heape. « La cavité secondaire contient des cellules qui sont les homologues des cellules du suspenseur (*Träger* de Selenka) des œufs à inversion blastodermique. La masse interne, sous la forme d'une plaque hémisphérique, est en continuité sur ses bords avec le feuillet externe, et elle est formée d'une double rangée de cellules cylindriques. L'hypoblaste se présente maintenant comme un feuillet bien distinct, s'étendant latéralement au delà des limites de la masse interne .»

externe adhérent à cette masse, c'est-à-dire de ce que nous avons décrit comme couvercle de plus en plus disloqué de la cavité amniotique. Les transformations qu'il y décrit rappellent à plusieurs égards ce que nous avons vu chez le murin ; la différence la plus considérable est dans le sort ultérieur de ces parties qui, chez la taupe, finiraient par s'incorporer à l'ectoderne de la région embryonnaire. « Cette masse interne (p. 420) augmente le volume, et ses cellules cylindriques, disposées en une double rangée, forment une *plaque* hémisphérique dont les bords se continuent avec le feuillet externe. Par suite la *cavité en forme de fente étroite* précédemment mentionnée devient beaucoup plus étendue, limitée en bas et sur les côtés par la *plaque* en question, en haut par le feuillet externe ; à ce moment elle est partiellement remplie par des tractus de cel-

lules étoilées dérivées des cellules du feuillet externe. On peut désigner cette cavité sous le nom de *cavité secondaire* de la vésicule blastodermique, par opposition à la cavité primitive qui, à la fin de la période dite de segmentation, se produit, sur l'hémisphère opposé, également entre le feuillet externe et la masse interne... La fig. 24 représente ces dispositions. » (Voir fig. XIX ci-contre.)

« Comme transformation subséquente on voit la *plaque* en ques-

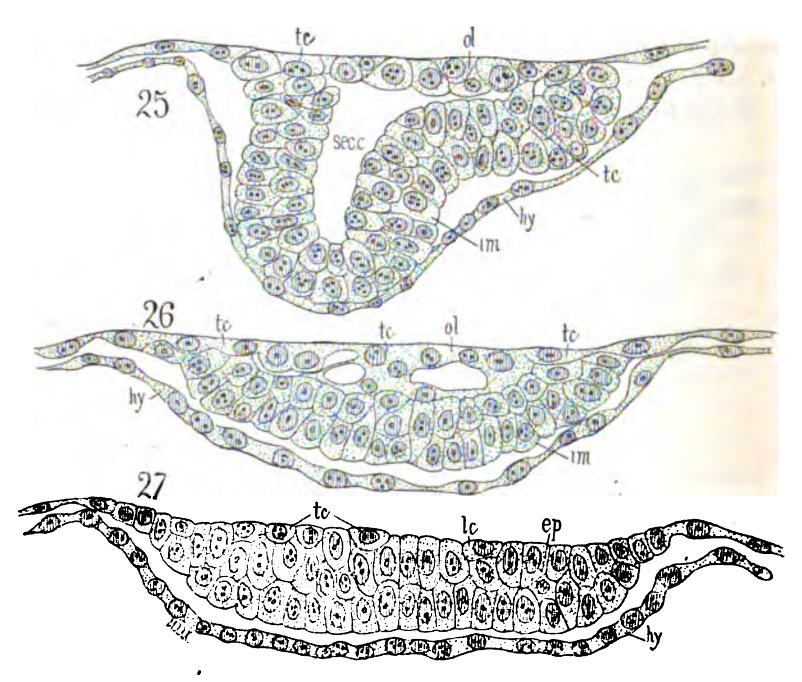


Fig. XX. — Reproduction des figures 25, 26 et 27 de Heape : — « Fig. 25. Dans cette pièce il n'y a pas de cellules remplissant la cavité secondaire; mais le feuillet externe, au-dessus de cette cavité, est très épaissi. — Fig. 26. Coupe d'une masse interne non encore aplatie; il y a des cellules dans la cavité secondaire, avec indices de l'incorporation de ces cellules dans la masse interne; dispositions semblables pour les cellules du feuillet externe, sur les bords de la préparation. — Fig. 27. Coupe légèrement latérale d'une masse interne dont la cavité secondaire est entièrement oblitérée. La masse interne est actuellement en continuité régulière, par ses bords, avec le feuillet externe, et quelques cellules (*t c*) peuvent être considérées comme des éléments du feuillet externe incorporés à la masse interne. »

tion changer de forme, devenir plus aplatie, s'unir aux cellules étoilées de la cavité secondaire et aux cellules du feuillet externe. La cavité secondaire est alors oblitérée. Ainsi prend naissance le *feuillet épiblastique* de l'aire embryonnaire. Les figures 25, 26 et 27 montrent ces transformations (fig. XX)... Au stade repré-

senté par la fig. 27, on voit, à la partie la plus superficielle de la plaque, des cellules aplaties qui, d'après leur forme, d'après la direction du grand axe de leurs noyaux, enfin d'après la place qu'elles occupent, paraissent incontestablement représenter les restes du feuillet externe primitif. » (*Op. cit.*, p. 421, 422.)

Heape résume ces descriptions et son interprétation en ces termes (*op. cit.*, p. 426) : « L'hypoblaste dérive des cellules de la masse interne; l'épiblaste est produit par la portion restante de cette masse interne, avec adjonction de la partie de feuillet externe qui recouvre cette masse. » On voit que les conclusions sont en tout très semblables à celles de Lieberkühn. Nos critiques se résumeraient donc comme celles que nous avons présentées précédemment. Nous dirons seulement, une fois encore, que l'endoderme nous semble déjà parfaitement formé alors que l'auteur en recherche l'origine dans la *masse interne*, et que cette masse interne nous apparait bien évidemment (fig. XVIII) comme un épaississement de l'ectoderme. Ultérieurement cette masse ectodermique se disloque et se creuse (*cavité secondaire* de Heape) comme chez le Murin; seulement le toit ou couvercle de la cavité ainsi formée, au lieu de se réduire en débris et d'être résorbé, s'incorporerait, au moins partiellement, au plancher de la cavité. C'est là un détail, peut-être une variante, qui nous paraît sans importance. Nous verrons de même que chez le lapin la couche de Rauber est exfoliée et éliminée d'après certains auteurs, incorporée d'après d'autres à l'ectoderme sous-jacent.

c. Weysse et le blastoderme du porc. — Notre interprétation, notamment quant à le préexistence de l'endoderme, va être mise en évidence par l'exposé des recherches de Weysse sur le porc. Nous allons voir cet auteur décrire des formations en tout comparables à celles que nous venons d'examiner chez la taupe; il en donnera des interprétations vraiment singulières; mais le fait essentiel pour nous c'est qu'il a bien constaté d'une part que l'endoderme existe alors que prennent naissance certaines végétations et épaississements cellulaires bien analogues à la *masse interne* de Heape, et que ces épaississements et végétations cellulaires se passent uniquement dans l'ectoderme (dans le feuillet externe primitif de Heape).

L'embryologie du porc a été l'objet d'importantes études de la part de Keibel, qui, dans un premier mémoire, a examiné la forma-

tion de la ligne primitive, de la corde dorsale, et du mésoderme, et qui vient de poursuivre ses recherches en donnant le développement du corps de l'embryon, de ses organes et de ses annexes [1]. Mais les vésicules blastodermiques les plus jeunes qu'ait examinées cet auteur étaient âgées déjà de quatorze jours, et se présentaient sous la forme d'un boyau cylindrique long de près de 1 mètre. — Weysse [2] a été assez heureux pour se procurer des pièces plus jeunes que les blastocytes les plus jeunes étudiés par Keibel: il a recueilli ainsi, sur quatre truies sacrifiées du neuvième au onzième jour après le coït, trente vésicules blastodermiques, à peu près sphériques, mesurant 1 millimètre un quart à 3 millimètres en diamètre. Les vésicules étaient formées de deux membranes cellulaires (état didermique), l'ectoderme et l'endoderme, sans aucune trace encore de mésoderme. Le seul détail présenté par ces vésicules était un épaississement ectodermique, le disque germinatif (ou embryonnaire) mesurant de 0,11 à 0,3 millimètre en diamètre. C'est de ce disque germinatif, dont l'apparition est antérieure à toute autre formation, que l'auteur fait l'étude. Il fait remarquer, au début de son travail, qu'il est bien difficile de savoir au juste l'âge d'un œuf d'après la date du coït, puisque la fécondation ne suit pas immédiatement l'accouplement, les spermatozoïdes pouvant demeurer des heures et des jours dans les organes femelles avant de rencontrer l'ovule; et que d'autre part, durant les premiers stades du développement, des œufs qui ont été probablement fécondés au même moment présentent des degrés très divers de développement. Enfin, au cours de son étude il remarque aussi que le volume de l'œuf n'est pas toujours directement en rapport avec le degré de développement. C'est donc d'après ce degré de développement qu'il a mis ces pièces en série : le tout sera pour nous de savoir si la sériation qu'il adopte correspond bien à la réalité, et s'il n'y a pas à mettre dans un autre ordre de succession les pièces qu'il a rangées d'après une idée *a priori* que précisement nous serons amenés à combattre.

W. Weysse étudie quatre stades successifs du disque germinatif.

1. Franz Keibel, *Studien zur Entwicklungsgeschichte des Schwein* (Morpholog. Arbeiten herausg. von G. Schwalbe, 1re partie, *in* t. III, 1893; 2e partie, *in* t. V, 1895).
2. Arthur Wisswald Weysse, *On the Blastodermic vesicle of* Sus scrofa domesticus (Proceedings American Academy of Arts and Sciences, t. XXX; Cambridge, Mass., 1894).

I. Dans le premier stade (coupe n° 8 de la fig. XXI ci-contre), le disque germinatif se montre formé de cellules ectodermiques allongées perpendiculairement au plan du disque et présentant une tendance à se disposer en deux couches. La surface de ce disque est unie, excepté dans sa future région postérieure où l'on voit une ou deux cellules s'élever au-dessus du niveau du disque. L'étude de coupes successives montre qu'il s'agit d'une sorte de végétation ectodermique se projetant vers le centre de la face supérieure du disque, végétation à laquelle l'auteur donne le nom de *pont* (bridge), expression que nous traduirons par celle de *couvercle*, ayant déjà employé ce dernier terme pour désigner des productions semblables, mais autrement interprétées (dislocation de la masse amniotique) chez le Murin.

Disons tout de suite, pour préparer à l'intelligence des descriptions abrégées qui vont suivre, ce qu'il va advenir tout d'abord de ce couvercle et du reste du disque germinatif. Par la suite du développement, le disque germinatif croît par multiplication de ses cellules, mais son diamètre n'augmente que lentement (noter ce détail à notre point de vue; *op. cit.*, p. 301), la prolifération cellulaire produisant surtout un accroissement en épaisseur. En même temps que cet accroissement, la multiplication des cellules à l'extrémité postérieure du disque donne naissance à une lame cellulaire libre s'avançant d'arrière en avant, laquelle s'unit bientôt à deux petites lames semblables produites sur les côtés ; ainsi se développe un *couvercle*, qui d'abord adhère au disque par trois points seulement, et qui, vu la fusion des parties sus-indiquées, se trouve ensuite attaché à toute la circonférence du disque, excepté en avant. Au-dessous de ce couvercle, la surface du disque est légèrement déprimée, de sorte qu'il y a une cavité interposée entre le disque et son couvercle. C'est ce que montre l'étude des stades suivants.

II. En effet, le second stade, représenté par la coupe 10 de la figure XXI (section médiane longitudinale du disque), montre un disque dont la face supérieure est excavée, avec des bords saillants, et du bord postérieur on voit se détacher un épais prolongement ectodermique représentant le *couvercle* en question. Ce couvercle est actuellement formé de deux couches de cellules, semblables à tous égards aux éléments ectodermiques du disque germinatif. L'auteur fait remarquer (*op. cit.*, p. 292) que le disque germi-

natif ici figuré est exceptionnellement large, pour un couvercle encore si peu étendu (notons encore ce point, car il nous amènera à justifier une sériation autre que celle admise par l'auteur, c'est-à-dire à considérer l'état ici figuré non comme un stade de début, mais comme un stade de beaucoup postérieur).

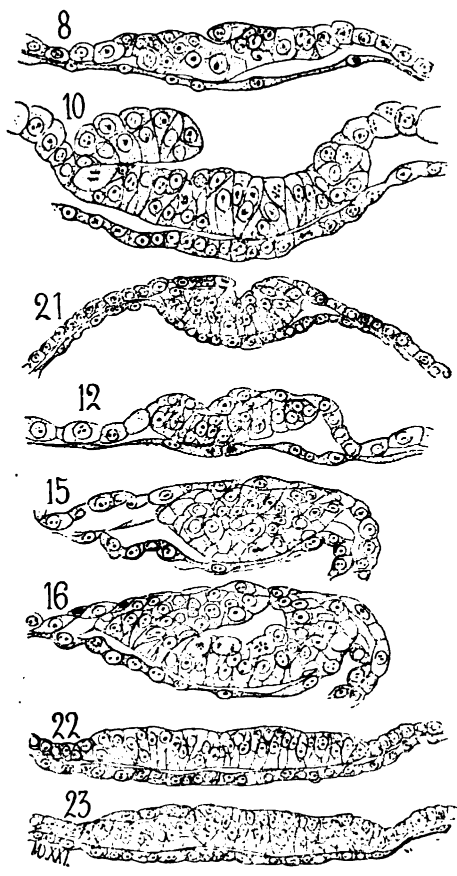


Fig. XXI. — Reproduction des figures 8, 10, 21, 12, 15, 22, 23 de A. W. Weysse, dans l'ordre où cet auteur suppose que leur sériation représente les stades successifs du développement.

III. La coupe 21 (fig. XXI en 21) représente le troisième stade. C'est une coupe oblique. L'étude des autres coupes de cette même pièce a montré à l'auteur la disposition en trois prolongements distincts, l'un postérieur et les deux autres latéraux, de la formation en couvercle, disposition que nous avons précédemment indiquée

par avance, et que l'auteur figure d'après des reconstructions que nous ne saurions reproduire ici.

IV. Pour ce qu'il considère comme le quatrième stade, Weysse examine plusieurs pièces. C'est d'abord la pièce de l'étude de laquelle nous extrayons sa coupe 12 (fig. XXI en 12), représentant une coupe au niveau du bord libre du couvercle. Puis une pièce dont sont représentées de nombreuses coupes, parmi lesquelles nous reproduirons ses figures 15 et 16 (fig. XXI en 15, 16).

V. Le dernier stade du couvercle est représenté par les figures 22 et 23 de Weysse. Ce sont des coupes perpendiculaires à l'axe longitudinal du futur embryon. La figure 22 est d'une coupe située plus en arrière que la figure 23. « Sur la figure 22 on voit que le disque germinatif est formé de cellules dont les noyaux se trouvent à des distances diverses de la surface du disque, et que celui-ci présente une région centrale assez étendue qui se distingue nettement des régions marginales par ce fait qu'elle contient un plus grand nombre de noyaux et qu'elle est légèrement plus saillante que ces parties marginales. Sur la figure 23 on voit une lamelle de cellules séparée du reste de l'ectoderme par une étroite fente. Cette disposition se trouve sur chaque côté du disque, mais, vu l'obliquité de la coupe ici représentée, ne se présente ici que sur le côté gauche de la figure... Toutes ces dispositions, à ce stade, s'expliquent par une simple oblitération de la cavité qui était précédemment entre le disque germinatif et son couvercle, celui-ci s'étant appliqué à la face supérieure du disque, puis soudé avec lui. »

Que signifie ce couvercle qui végète au-dessus du disque pour finalement se fusionner avec lui? Weysse remarque les analogies qu'il y a entre ses figures et celles que Heape a données pour la taupe, mais il se refuse à admettre aucune homologie entre ces deux processus, et parmi les raisons qu'il fait valoir, notons seulement celle-ci (*op. cit.*, p. 312), à savoir que ce que Heape a décrit chez la taupe se produirait à un stade ontogénique plus précoce que ce qu'il a observé chez la truie, puisque dans les figures de Heape l'endoderme ne double encore que le disque germinatif, tandis que chez le porc la vésicule blastodermique est déjà didermique dans toute son étendue avant qu'apparaissent les premiers rudiments du couvercle. Pour trouver une formation comparable à ce couvercle, Weysse n'hésite pas à remonter jusqu'à l'Amphioxus. « Nous savons, dit-il, depuis les recherches de Kowalevsky et de Hatschek,

que, aussitôt après la gastrulation, et lorsque s'est produit l'élongation de l'embryon, il y a, en même temps que se dessine la plaque médullaire, une prolifération cellulaire qui commence sur la lèvre postérieure du blastopore et donne naissance, en s'unissant avec deux végétations latérales semblables, à une sorte de voûte qui s'étend sur la région dorsale, limitant une cavité qui reste ouverte à son extrémité antérieure, etc., etc. » (voir Kowalevsky, fig. 11, 12, 13, pl. XV)[1]. Weysse expose longuement les raisons qui plaident en faveur de cette homologie, et les objections qui peuvent lui être faites. Nous ne le suivrons pas dans cette étude.

Mais il nous semble qu'aujourd'hui, ayant connaissance de ce qui se passe chez le Murin, et ayant pu rapprocher ces faits de ceux décrits par Heape sur la taupe, nous pouvons, avec de meilleurs éléments de comparaison, mettre en rapport ces faits, d'une part, avec, d'autre part, ce qui se passe dans la vésicule blastodermique de la truie. Dans l'un comme dans l'autre cas il s'agirait de la production d'une masse ectodermique pleine qui se disloquerait, se divisant ainsi en une couche inférieure ou plancher destinée à persister, et une couche supérieure, ou couvercle, plus ou moins caduque, destinée soit à persister, soit à s'incorporer au reste du germe, peu importe. Pour discuter cette hypothèse, il faut examiner si les pièces de Weysse ont été disposées dans leur sériation naturelle.

Nous ne le pensons pas. D'abord il est évident que sa figure 10, qui est le type de son second stade, appartient à un stade très ultérieur. Cela résulte d'abord de la comparaison des dimensions de ce disque blastodermique avec ceux des figures qui représentent les stades suivants de l'auteur. Cela résulte encore et surtout de la déclaration formelle que fait Weysse, dans un paragraphe intitulé *Considérations sommaires sur la vésicule blastodermique du porc* (*op. cit.*, p. 301); les dispositions décrites d'après la figure 10 sont bien marquées « non seulement, dit-il, sur la pièce en question, mais encore sur plusieurs autres embryons dont le disque blastodermique est beaucoup plus large, et chez lesquels on observe une *grande anticipation ontogénique* » (a greater ontogenic advance). Pourquoi invoquer une discordance entre la période de développement du couvercle et celle du disque, au lieu de reconnaître pure-

1. Kowalevsky, *Weitere Studien uber die Entwickelungsgeschichte des Amphioxus*. (Arch. f. mikr. Anat., 1876, vol. XIII, p. 181.)

ment et simplement que ces pièces sont d'un stade très avancé? Donc, en tentant une nouvelle sériation des pièces, nous placerons la figure 10 non plus au second rang, mais près de la fin, c'est-à-dire à l'avant-dernier rang (voir fig. XXII); et nous considérerons le couvercle ici représenté non pas comme un couvercle au début de

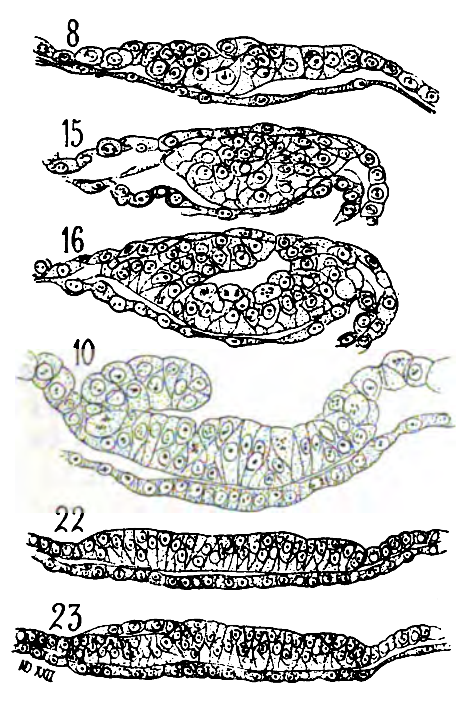


Fig. XXII. — Essai d'une nouvelle mise en série des figures 8, 15, 16, 10, 22, 23 de A. W. Weysse, d'après les stades successifs du développement. — Les figures 22 et 23 sont à un moindre grossissement que les autres.

sa formation, mais comme un débris résultant de la dislocation d'une masse ectodermique pleine.

Or cette dislocation est elle-même indiquée par Weysse, dans ce même paragraphe dont nous venons de citer un passage. En effet, en se tenant aux descriptions que donne cet auteur dans l'étude méthodique des stades qu'il établit, on croirait que les choses (couvercle et ses origines latérales et médiane) sont toujours régulièrement et symétriquement disposées, sans rien qui rappelle cette dislocation désordonnée dont nous avons étudié avec tant de soin la forme irrégulière chez le Murin. Mais il n'en est rien : « Une forme anormale,

dit-il (p. 302), est intéressante à décrire. Sur une vésicule blastodermique mesurant 4 mill. en diamètre, avec un disque germinatif large de 0,28, les proliférations latérales font défaut, et il n'y a de végétation ectodermique que sur un seul point, dans la région postérieure, d'où le couvercle s'étend en avant le long de la ligne médiane. » Nous sommes donc autorisés à interpréter à cet égard le processus en sens inverse de ce que fait Weysse; il ne s'agit pas d'un couvercle prenant normalement naissance par trois points et exceptionnellement par un seul, il s'agit de la dislocation d'une masse pleine, dislocation dont le processus ne comporte pas un type normal et des formes exceptionnelles, mais se produit sans obéir à aucune règle précise.

Cette interprétation devient plus nette si nous essayons, pour les figures en question, une mise en série différant de celle proposée par l'auteur en ce que, comme il a été dit plus haut, nous reporterons plus loin sa figure 10, en l'intercalant entre les figures 15 et 16 d'une part, et d'autre part les figures 22 et 23; et, pour plus de simplicité, nous omettrons, comme faisant double emploi, ses figures 21 et 12 précédemment reproduites. Nous avons alors les états successifs représentés par l'ensemble de la figure XXII. La sériation ici proposée est légitime quant aux dimensions croissantes du disque germinatif, puisque les figures 8, 15-16 et 10 sont à un même grossissement, et que les figures 22-23, présentant un disque blastodermique germinatif plus étendu que ceux qui précèdent, alors que cependant il est dessiné à un grossissement plus faible, doivent bien évidemment être placées les dernières. Mais cette sériation ne paraît pas légitime quand on a égard aux dimensions des vésicules blastodermiques, et cela spécialement pour la figure 10, qui, appartenant à une vésicule de 2 mill. 65 en diamètre, se trouve venir après une vésicule plus volumineuse, celle des figures 15-16, qui présente un diamètre de 3 mill. 4. Or l'auteur, qui nous donne avec soin toutes ces mensurations, fait remarquer lui-même (*op. cit.*, p. 289) qu'il n'y a pas un rapport constant et absolu entre les dimensions des parties et leur état de développement, et lui-même, dans sa mise en série, se trouve en présence d'une contradiction plus frappante encore que dans la sériation ici proposée, puisque, en faisant de sa figure 10 le type du 2e stade, il place une vésicule germinative de 2,65 en diamètre après une vésicule de 1,25 (fig. 8) et avant une vésicule de 1,95.

Dans la mise en série proposée d'après la figure XXII ayons bien soin de remarquer que la figure 15 et la figure 16 sont d'une seule et même pièce, dont elles représentent des coupes à des niveaux différents, et non de deux pièces différentes, dont l'une représenterait (fig. 15) une masse ectodermique pleine, et l'autre (fig. 16) une masse ectodermique en voie de creusement. S'il en était ainsi notre mise en série aurait un caractère si démonstratif, que nous serions dispensés de toute explication. Mais malheureusement les pièces figurées par Weysse ne nous présentent pas une seule fois une masse ectodermique pleine, massive, avant toute dislocation, comme nous l'avons vu si nettement pour le Murin. C'est ce qui rend si laborieuse la discussion de l'interprétation nouvelle que nous en avons entreprise; c'est aussi l'absence de ce stade qui a amené Weysse à interpréter les choses à rebours, nous osons le dire; au lieu d'une masse pleine qui se creuse, s'ouvre et s'étale, il a cru assister à la formation d'une lame qui s'avance et recouvre une certaine portion de la surface du blastoderme.

Du reste ceci peut recevoir diverses explications. Ou bien, comme nous venons de le dire, le stade de masse pleine a échappé à l'auteur, ne s'est pas présenté dans ses pièces, par le fait d'une lacune. Ou bien ce stade n'existe pas, la dislocation de la masse ectodermique commençant à se produire normalement dès que cette masse apparaît. Ou bien enfin cette dislocation s'est produite artificiellement, accidentellement, sur les pièces, par suite des manœuvres des préparations. De ces trois hypothèses, la seconde et la troisième nous paraissent très vraisemblables, et diverses raisons nous paraissent devoir attirer particulièrement l'attention sur la dernière.

En effet, en donnant la technique qu'il a employée, l'auteur indique qu'il a suivi, mais avec quelques modifications, les procédés employés par Keibel. Il n'a pas ouvert les utérus dans un bain de liquide de Kleinenberg, celui-ci présentant l'inconvénient d'attaquer les instruments et de colorer désagréablement les doigts. Il a employé la solution normale de chlorure de sodium (0, 75 pour 100), à la température d'environ 40° centigrades. « Keibel, dit-il (p. 285), n'a pas voulu employer ce procédé qu'il considère comme capable de détériorer l'embryon, et Bonnet (dans son mémoire sur l'embryologie des ruminants) prétend que l'embryon, par un trop long séjour dans cette solution, s'imbibe et se gonfle. Il en est certaine-

ment ainsi, lorsque le séjour dans le milieu d'extraction est aussi prolongé qu'il est nécessaire pour détacher des embryons aussi avancés que ceux étudiés par Keibel, c'est-à-dire des vésicules blastodermiqnes mesurant plus d'un mètre de longueur, avec grande complication de plicatures répondant à celles des parois utérines; de même pour les embryons observés par Bonnet; mais pour des pièces aussi jeunes que celles recueillies par moi, le temps nécessaire pour recueillir les vésicules blastodermiques est trop court pour qu'il se produise, par l'action de la solution de chlorure, aucune modification soit dans l'ensemble de la pièce, soit dans ses éléments histologiques. Aussitôt que la vésicule blastodermique était isolée, elle était transportée dans le liquide picro-sulfurique de Kleinenberg. » Or, malgré ce sentiment de sécurité de l'auteur, nous craignons qu'en effet ses pièces n'aient pas été sans altération, et que notamment de légères dislocations aient pu se produire dans une masse ectodermique tiraillée, que ne soutient aucune membrane vitelline; il est certain qu'il aurait été mieux en garde contre tout accident en faisant ses toutes premières manipulations dans le liquide fixateur lui-même.

Mais ce n'est pas tout. Au lieu de pratiquer les coupes sur les pièces régulièrement fixées, puis de colorer ces coupes une fois collées sur le porte-objet, Weysse pratique primitivement la coloration en masse. C'est ce que nous avons fait à bien des reprises pour diverses pièces; mais nous y avons actuellement renoncé d'une manière définitive, nous étant convaincu que la coloration en masse est toujours moins bien réussie que celle faite consécutivement sur les coupes, détail peu important pour la critique qui nous occupe en ce moment, mais ayant de plus constaté (détail ici essentiel) que la coloration en masse détermine des gonflements de certaines parties, des dislocations entre les feuillets cellulaires, par le fait du passage de liquides alcooliques dans des solutions aqueuses ou peu alcooliques. Il est vrai que Weysse a fait usage, comme colorant, de l'hématoxyline alcoolique de Kleinenberg, mais diluée; et les vésicules blastodermiques qu'il colorait ainsi sont des pièces infiniment plus délicates que celles sur lesquelles nous avons constaté les inconvénients de colorations en masse, préalablement à la pratique des coupes.

Nous pensons donc que notre interprétation, faisant suite à celle que nous avons donnée des recherches de Heape, vaut mieux que

celle qui consiste à remonter jusqu'à l'Amphioxus pour expliquer la formation d'un couvercle qui se forme et croît, alors que en réalité il s'agit de la dislocation du toit d'une cavité, toit qui se détruit et est résorbé. Que ce toit ne se résorbe pas en entier, mais soit en partie incorporé à nouveau au plancher de la cavité, c'est, nous l'avons dit à propos de la Taupe, un détail relativement accessoire. En tout cas nous verrons plus loin que Hubrecht, le seul auteur qui ait encore eu l'occasion de faire allusion au travail de Weysse, considère les faits observés par celui-ci comme devant être rapprochés de ceux de Heape sur la Taupe et de ceux qu'il décrit lui-même sur divers insectivores. Il est vrai qu'en faisant ces rapprochements il arrive à une interprétation que nous aurons à combattre.

4° Faits relatifs à divers insectivores et au Lapin.

Après cette longue discussion des travaux de Lieberkühn, Heape et Weysse, nous indiquerons plus brièvement quelques autres recherches faites sur divers mammifères et nous révélant des processus analogues à ceux que nous venons de passer en revue, mais d'une analogie cependant moins évidente.

Ainsi Lieberkühn [1] a trouvé, sur la vésicule blastodermique du Chien, au dixième jour, une formation très semblable à celle qu'il a décrite pour la taupe; nous ne pourrions, pour ses figures et sa description, que répéter les mêmes critiques que nous avons faites en reproduisant ses figures de la taupe. Nous passerons donc à un autre ordre de faits plus intéressants, et dont au premier abord on saisit moins facilement les homologies avec ce que nous avons vu chez le Murin. Nous voulons parler des recherches de Hubrecht sur divers insectivores, et d'autre part des questions qui se rapportent à ce qu'on désigne sous le nom de *couche de Rauber* chez le Lapin.

a. Le Sorex et le Tupaja d'après Hubrecht. — Les récents travaux de Hubrecht mériteraient de nous arrêter longtemps. Mais comme ils se rapportent à des considérations phylogénétiques sur le développement de l'amnios dans toute la série des vertébrés, considérations que nous espérons avoir ailleurs l'occasion d'exposer et de discuter, nous nous bornerons ici à quelques indications relativement rapides, mais cependant suffisantes pour montrer les rapports pro-

1. *Op cit.*, 1879.

bables entre ce que nous avons vu chez le Murin et ce qu'il a décrit chez divers insectivores.

Un premier mémoire de Hubrecht est relatif à la Musaraigne commune (Sorex vulg.) [1]. Il est presque impossible de résumer la description qu'il présente de la formation des feuillets, et nous ne donnerons à cet égard que de très courtes indications, en prenant pour point de départ sa fig. 6 (fig. XXIII ci-contre). C'est l'un des états les plus jeunes qu'il ait pu examiner. Cet œuf, dit-il (*op. cit.*, p. 503), correspond à l'état bien connu de l'œuf du Lapin, tel qu'il a été décrit par van Beneden, description reproduite dans tous les

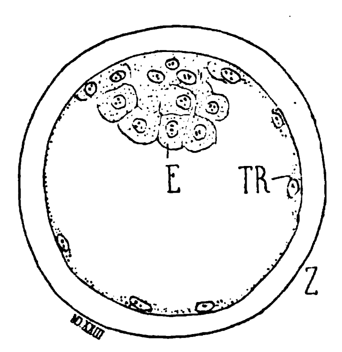


Fig. XXIII. — Hubrecht (Sorex vulg.), fig. 6. Jeune blastocyste. — Z, zona pellucida; — TR, trophoblaste; — E, masse interne.

ouvrages classiques comme type de l'état primitif du blastocyste des mammifères. Or, si nous comprenons bien les idées de l'auteur, ce blastocyste de la Musaraigue serait formé par une couche ectodermique, sur un point de laquelle serait *interposé* un amas de cellules (*reste vitellin* des auteurs) faisant saillie dans la cavité du blastocyste, et arrivant d'autre part jusqu'à la surface de l'œuf, où cette masse ne serait qu'incomplètement recouverte par des éléments appartenant à l'enveloppe ectodermique générale (trophoblaste de l'auteur). Cette masse de cellules contiendrait les éléments formateurs de l'hypoblaste et de l'épiblaste embryonnaire; mais à cette époque primitive il n'y aurait encore aucune distinction entre ce qui doit devenir épiblaste et ce qui sera l'hypoblaste. En un mot c'est la masse interne, le reste vitellin, auquel l'auteur donne le nom de *bouton embryonnaire*, qui formera l'ectoderme de l'embryon et l'en-

1. A. W. Hubrecht, *The Development of the Germinal Layers of Sorex vulgaris* (The Quarterly Journal of microscop. Science, 1895, vol. XXXI, part. IV, p. 499).

doderme, à peu près comme pour le blastocyste de la Taupe d'après Heape. Pour ces divers détails, la pensée de l'auteur est clairement exprimée dans le passage suivant (p. 505 et suiv.) :

« Pour ce qui est du bouton embryonnaire, il se présente deux questions qui ne sont pas sans importance :

« 1° Y a-t-il quelque indication que des cellules du trophoblaste s'étendent au-dessus du bouton embryonnaire, ou bien qu'elles se soudent seulement avec les bords de celui-ci? La signification de cette question est évidente si on se souvient que chez le Lapin (Rauber), chez la Taupe (Heape), chez le Hérisson (Hubrecht), peut-être aussi chez la Chauve-Souris et chez d'autres mammifères, on trouve soit des cellules isolées (Deckzellen), soit une couche continue de cellules disposée à la surface extérieure de la formation qui va devenir l'épiblaste embryonnaire. Ces cellules externes et superficielles se fusionnent dans certains cas avec l'épiblaste embryonnaire (Lapin), dans d'autres cas s'en séparent complètement, dans les périodes ultérieures du développement (Hérisson). Chez la Musaraigne j'ai retrouvé des cellules semblables; mais elles ne forment pas une couche continue, comme chez la Taupe et le Hérisson. On les voit au stade didermique. Leur présence à cette époque ne permet guère de douter que dans les premiers stades les cellules du trophoblaste, avec leurs tout petits noyaux, ne s'étendent sur le bouton embryonnaire. Si l'on tient compte de ce que les noyaux du trophoblaste sont au début très éloignés les uns des autres, il n'y a rien d'étonnant à ce qu'on ne puisse pas, tout au début, constater d'une manière indubitable un revêtement trophoblastique à la surface du bouton embryonnaire...

« 2° Y a-t-il entre les cellules qui composent le bouton embryonnaire une différence de volume qui permette déjà à ce stade de distinguer les futures cellules épiblastiques et les futures cellules hypoblastiques; ou bien ces différences de volumes ne sont-elles que des cas individuels et fortuits, sans signification spéciale? Il m'est difficile de répondre à cette question d'une manière générale, car si dans quelques cas je vois des différences de volume entre les cellules, dans d'autres je n'en constate aucune, de sorte que si la réponse était affirmative, il faut ajouter que la possibilité de distinguer les cellules potentiellement hypoblastiques ou épiblastiques est limitée aux tout premiers stades... »

Nous pouvons donc essayer de schématiser l'interprétation de

Hubrecht par la figure XXIV en A, où l'on voit une sphère blastodermique composée d'un feuillet ectodermique continu (trophoblaste), et une masse interne homogène, c'est-à-dire dont les cellules ne sont pas encore différenciées en éléments ectodermiques et éléments endodermiques.

Or il nous semble qu'une autre interprétation peut être proposée. En présence de la figure même (fig. XXIII) de Hubrecht, sans parler de ses autres figures que nous ne pouvons pas toutes reproduire ici, mais qui nous confirment dans notre hypothèse, nous pensons que nous ne sommes pas là en présence d'un blastocyste formé d'une

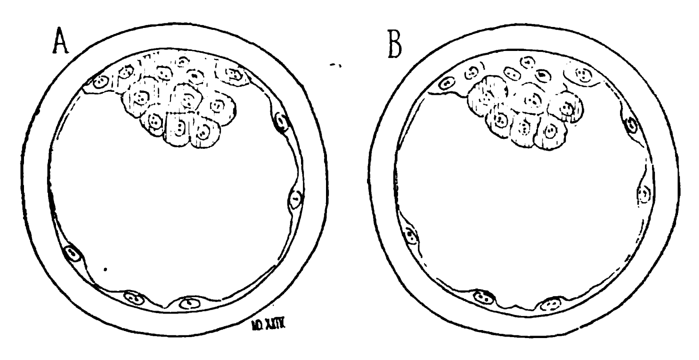


Fig. XXIV. — Reproduction de la fig. XXIII (Hubrecht, fig. 6), avec deux interprétations différentes : en A, celle de Hubrecht; en B, celle que nous proposons.

paroi ectodermique partout simple, avec masse interne sur l'un de ses pôles, mais bien d'un blastocyste dont la masse interne s'est déjà étalée en un endoderme qui revêt la face profonde d'un épaissement ectodermique, d'une masse ectodermique qui est le début d'une formation comparable à la masse amniotique du Murin. Le schéma B de la figure XXIV, où nous ombrons les éléments endodermiques, fera bien comprendre notre pensée.

Si notre hypothèse était exacte, il en faudrait induire deux choses : d'une part que la production d'une masse ectodermique est très précoce, antérieure à l'état didermique de l'ensemble de l'œuf; d'autre part que les éléments endodermiques sont primitivement très peu nombreux (quatre cellules sur la coupe ici représentée) et proviennent d'une masse endodermique primitive (reste vitellin) qui n'était peut-être formée que d'une ou de deux cellules. Or, ces deux suppositions sont extrêmement vraisemblables, la dernière

d'après les observations de Selenka, et d'après celles d'Hubrecht, la première d'après les observations mêmes d'Hubrecht que nous allons rapporter.

En effet, disons d'abord que, dans ses études sur l'embryologie des Didelphes[1], Selenka donne un stade où tout le futur endoderme n'est représenté que par une seule grosse cellule occupant le centre d'un blastocyste formé d'une couche de cellules ectodermiques (*op. cit.*, pl. XVII, fig. 8 et 10). Mais il s'agit là de l'Opossum, et si le fait est déjà intéressant à noter pour rendre notre hypothèse vraisemblable, il est infiniment moins démonstratif que toute autre observation qui se rapporterait à un animal voisin de la Musaraigne, à un insectivore quelconque. Or, c'est précisément Hubrecht qui nous fournit ces observations, d'une part dans son mémoire de 1889, sur le Hérisson, et d'autre part dans une plus récente publication que nous allons analyser. Nous n'insisterons pas sur le blastocyste du Hérisson (voir *op. cit.*, p. 286 et 287 et la fig. 21 de la pl. XVII) où Hubrecht a observé un hypoblaste représenté seulement par à peu près six cellules, et où il n'est pas opposé à l'idée (voir sa page 287) que ces six cellules pourraient avoir pour origine une masse interne représentée, comme chez l'Opossum, par un seul gros élément endodermique. Nous insisterons davantage sur son dernier mémoire, dont nous allons reproduire les principaux passages; et on y verra en effet qu'il a constaté directement, chez un insectivore, l'état initial uni-cellulaire de l'endoderme.

Ce mémoire[2], qui a pour objet principal de très remarquables considérations sur la phylogénie de l'amnios, commence par une étude de la formation des feuillets chez un insectivore des Indes, le *Tupaja javanica*. La description des faits y est donnée d'une manière si concise que nous pouvons la reproduire presque en entier, en l'accompagnant de quelques-unes des figures de l'auteur, reproduites, avec leurs chiffres, dans nos figures XXV à XXVII. « La segmentation de l'œuf arrive bientôt à produire quatre cellules. A partir de cet état, la division cellulaire se poursuit de manière à produire des éléments qui, au lieu de circonscrire une

1. Emil Selenka, *Das Opossum* (Studien über Entwickelungsgeschichte der Thiere, IV Heft; 1re partie, Wiesbaden, 1886).
2. A. W. Hubrecht, *Die Phylogenese des Amnions und die Bedeutung des Trophoblastes* (Verhandelingen der K. Akad. van Wettenschappen te Amsterdam, 1895).

cavité centrale, se disposent *autour d'une cellule centrale unique* (fig. 11 ; voir fig. XXV, en 11), qui se distingue des périphériques par la manière dont elle se comporte vis-à-vis des réactifs colorants... La multiplication des éléments périphériques et de l'élément central se poursuit et aboutit à la formation d'une morula compacte (fig. 19)... Dans cette morula apparaît une cavité, de telle sorte que la plus grande partie des cellules centrales reste, sur un point, adhérente à la couche des cellules périphériques, tandis que quelques-unes de ces cellules centrales tapissent, à l'état plus ou moins

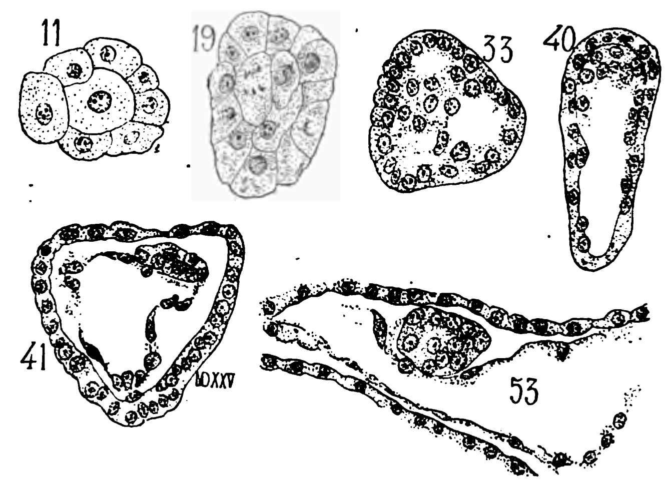


Fig. XXV. — Reproduction des figures 11, 19, 33, 40, 41, 53 de Hubrecht (1895) sur le développement du *Tupaja javanica*.

isolé, les autres régions de la couche périphérique (fig. 33)... Le résultat final de ce processus est la production d'une vésicule blastodermique didermique, telle que la montrent les figures 40 et 41... La paroi externe de cette vésicule didermique est le trophoblaste; de la couche interne dérivent des cellules aplaties qui méritent déjà le nom d'hypoblaste, tandis que la région épaissie contient les éléments qui donneront naissance à l'épiblaste et à l'hypoblaste embryonnaire. C'est cette région épaissie que Bonnet a nommée *résidu de la segmentation*, Van Beneden *masse endodermique* et Heape *masse interne*. Je l'ai trouvée avec une disposition semblable chez la Musaraigne, dans mon travail antérieur, et je viens de la rencontrer également chez le Tarsius, ainsi que je le publierai dans un prochain mémoire. Chez le Hérisson, le stade le

plus jeune qu'il m'ait été donné d'observer montrait déjà cette masse complètement séparée de l'hypoblaste et solidement soudée au trophoblaste. Aussi n'avais-je pas jugé à propos de donner alors un nom spécial à cette masse. Chez le Tupaja, tant que l'hypoblaste ne s'est pas dessiné aux dépens de cette masse, je crois devoir donner à celle-ci le nom de *bouton embryonnaire*... Le bouton embryonnaire compte en épaisseur deux ou trois cellules, cinq ou six en largeur, et il se continue par ses bords avec l'hypoblaste périphérique. »

Ces dernières lignes nous sont précieuses, puisque l'auteur y reconnaît une homologie complète entre ses observations et celles de Heape. Nous pouvons donc appliquer les mêmes critiques aux deux cas. Nous dirons donc d'abord que dans le dernier stade qui vient d'être figuré (fig. XXV, en 41), l'hypoblaste existe évidemment au-dessous du bouton embryonnaire (voir la fig. 41 où l'auteur en a évidemment représenté deux cellules). Cet hypoblaste est de formation primitive; il résulte de l'étalement des cellules centrales à la face interne de l'un des pôles de la vésicule blastodermique. Ces cellules internes ne donnent que cet hypoblaste, et non le bouton embryonnaire en question. Celui-ci est un épaississement ectodermique, qui fait saillie vers la cavité de l'œuf et qui s'est produit en même temps que l'étalement des cellules internes. On remarquera en effet que sur la figure 41 l'ectoderme (trophoblaste) est remarquablement mince au-dessus de ce bouton; c'est que tout le bouton appartient à cet ectoderme, mais s'en est ici artificiellement séparé. De même pour la figure 40. Ces interprétations deviennent évidentes en comparant ces dispositions avec celles que présente, à ce stade, la vésicule blastodermique du Hérisson, pour laquelle il est impossible de considérer le bouton en question comme autre chose qu'un épaississement ectodermique, et pour laquelle l'existence primitive d'un hypoblaste indépendant, au-dessous du bouton, ne saurait être contestée.

Mais si dans ce bouton embryonnaire nous reconnaissons un épaississement, une masse ectodermique, cette masse a-t-elle quelque analogie avec la masse amniotique du Murin? Cette analogie est évidente, puisque dans les deux cas cette masse se disloque, subit une véritable déhiscence, et s'étale en une lame ectodermique qui correspond à la tache embryonnaire. C'est ce qui va résulter des passages qu'il nous reste à reproduire du mémoire de

Hubrecht. On y verra en même temps quelle particulière conception nous présente cet auteur sur la formation d'un hypoblaste central et d'un hypoblaste périphérique (*op. cit.*, p. 7).

« Un important processus qui se produit ensuite est la séparation de l'hypoblaste embryonnaire aux dépens du bouton embryonnaire... On voit bientôt que ce bouton n'est plus en continuité par ses bords avec l'hypoblaste périphérique, mais que cet hypoblaste forme une vésicule complète (fig. 53; voir fig. XXV), qui passe et se continue directement au-dessous de la face inférieure convexe du bouton. C'est qu'une nouvelle zone d'hypoblaste s'est intercalée

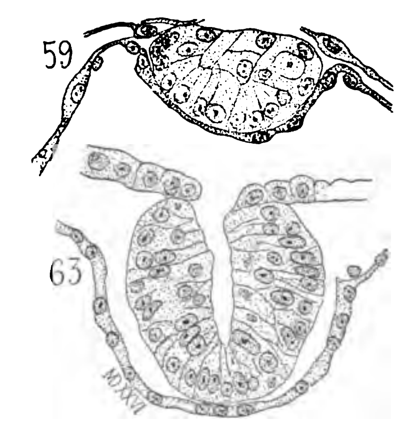


Fig. XXVI. — Suite des figures de Hubrecht (1895).

dans l'hypoblaste périphérique préexistant, en se détachant de la surface convexe du bouton embryonnaire (fig. 59; fig. XXV)... Dans les stades suivants trois dispositions particulières doivent être signalées. C'est d'abord que l'hypoblaste né du bouton embryonnaire cesse d'être formé de cellules aplaties et devient plus épais que l'hypoblaste périphérique; ses cellules sont en effet à peu près cubiques. En second lieu on voit la couche de trophoblaste, au-dessus du bouton embryonnaire, devenir extrêmement mince. En dernier lieu, la portion restante du bouton embryonnaire, c'est-à-dire la masse d'épiblaste formatif ou embryonnaire, subit une sorte de déhiscence par laquelle l'amas cellulaire se transforme en un feuillet cellulaire; en même temps la portion de trophoblaste primitivement située au-dessus du bouton se déchire (fig. 59), et, sur les bords de la déchirure, l'épiblaste formatif se met en continuité

avec le trophoblaste périphérique. Ces transformations successives sont représentées dans les figures 63, 65, 69. » (Voir fig. XXVI et XXVII.)

En résumé nous pensons que, pour la Musaraigne comme pour le Tupaja, ce que Hubrecht décrit comme bouton embryonnaire, ne représente pas la masse interne, le résidu vitellin, la masse endodermique de laquelle naîtraient l'hypoblaste et l'épiblaste définitif. Au-dessous de ce bouton embryonnaire, l'hypoblaste existe

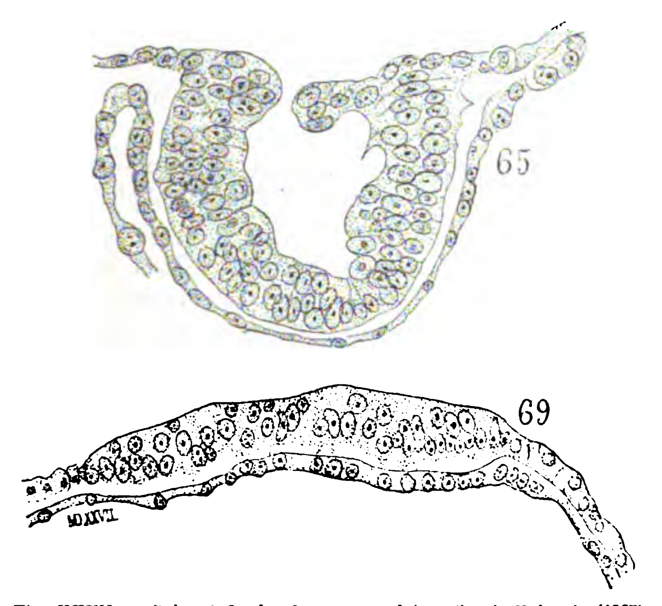


Fig. XXVII. — Suite et fin des figures reproduites d'après Hubrecht (1895).

déjà, résultant de l'étalement de la masse endodermique primitive, et ce bouton embryonnaire est simplement un épaississement ectodermique, une masse ectodermique homologue de la masse amniotique du Murin. Si nous n'avions comme éléments d'études que, d'une part, les faits de Hubrecht sur la Musaraigne et le Tupaja, et, d'autre part, les faits relatifs au Murin, il serait très difficile de faire la comparaison et de tenter les homologies que nous proposons : mais nous avons toute la série des faits intermédiaires du Hérisson et de la Taupe. Hubrecht admet qu'ils sont tous homologues. Ils peuvent donc tous recevoir la même interprétation. Nous avons pu suivre les faits relatifs au Murin de manière à les inter-

préter nettement. C'est donc d'après eux que nous expliquons ceux observés chez les autres animaux. Bien plus, nous avons les faits de Weysse sur le Porc; ici la pré-existence de l'endoderme et l'origine ectodermique de l'épaississement embryonnaire ne font pas de doute, tant sont nettes les figures de l'embryologiste américain. Or Hubrecht admet aussi que les dispositions décrites par Weysse sont de même ordre que celles qu'il a observées chez les insectivores [1].

b. Le blastoderme du Lapin et la couche de Rauber. — Ce n'est pas sans hésitation que nous nous hasardons à aborder ici la question si controversée de la formation des feuillets blastodermiques chez le Lapin, et à chercher une homologie entre la couche de Rauber et les débris de la partie supérieure de la masse amniotique du Murin. Les analogies pourront paraître bien lointaines, entre des formations qui présentent chez un animal plusieurs assises de cellules et se réduisent chez l'autre à quelques éléments clairsemés au-dessus de la tache embryonnaire. Mais cependant ces analogies ont été signalées par les divers auteurs dont nous venons de résumer les travaux sur la Taupe (voir notamment Heape, *op. cit.*, p. 246-247), sur le Hérisson, sur le Porc, etc. Nous sommes donc forcés de les suivre dans ces comparaisons que l'étude du Murin éclaire d'une manière si spéciale. Rappelons donc rapidement ce que c'est que la *couche de Rauber* et quelle importance cette notion a prise dans les études du blastoderme des mammifères.

Nous savons quel fut le résultat des études de van Beneden [2], en 1875, sur la segmentation et la formation des feuillets chez le Lapin. Les deux premières sphères de segmentation diffèrent l'une de l'autre, et l'une doit être ultérieurement l'origine de tous les éléments ecto-

1. Dans une note (*op. cit.*, 1895, p. 16), Hubrecht s'exprime ainsi sur les observations de Weysse : « Le présent paragraphe était déjà rédigé, lorsque je reçois le mémoire de Weysse. De ses figures je crois pouvoir conclure que ses jeunes vésicules blastodermiques de Porc offrent des points de comparaison légitime avec mes observations sur le Tupaja. Ses figures sont très analogues aux miennes, et, quoique son interprétation soit bien singulière, sans doute parce qu'il n'a eu ni des stades assez jeunes, ni des points de comparaison suffisants, ces figures me paraissent faciles à comprendre. Elles correspondent à un stade où la couche trophoblastique commence à disparaître au-dessus de l'épiblaste formatif, et où celui-ci, primitivement enroulé, commence à s'étaler et s'aplatir... » Et il reproduit en effet deux des figures de Weysse, pour montrer combien l'épiblaste formatif et le trophoblaste chez le Porc sont comparables aux mêmes formations chez le Hérisson, la Taupe et le Tupaja.

2. Van Beneden, *la Maturation de l'œuf, la fécondation et les premières phases du développement embryonnaire des mammifères. — Lapin.* — (Bullet. de l'Acad. de Belgique, déc. 1875, p. 686.)

dermiques, l'autre de tous les éléments endodermiques et mésodermiques. En effet, de l'une de ces premières sphères de segmentation dérive une vésicule blastodermique formée d'une seule couche de cellules ectodermiques, et de l'autre dérive un amas de cellules adhérant sur l'un des points de la face interne de la vésicule précédente. Peu à peu cet amas de cellules s'aplatit et s'étale, se divisant en même temps en deux couches, dont l'interne devient l'endoderme, et l'externe le mésoderne, et ainsi se trouve constituée une région tridermique qui correspond à la tache embryonnaire. Cet énoncé, trop concis sans doute, mais qui résume ce qui se trouve aujourd'hui dans tous les traités classiques, est suffisant pour établir le point de départ de la question.

Or, à peu près à la même époque, Rauber [1], étudiant une vésicule blastodermique de lapine mesurant 1,25 millimètres de diamètre, reconnaissait également dans la tache embryonnaire un état tridermique, c'est-à-dire la présence de trois feuillets. Le feuillet le plus superficiel était formé de cellules très aplaties, se continuant, à la périphérie de la tache embryonnaire, avec l'ectoderme du reste de l'œuf. Sur une vésicule de 6 millimètres il voyait que cette couche de cellules aplaties avait disparu. Il donnait donc à cette couche le nom de *couche recouvrante* (deckschicht) et la considérait comme un feuillet transitoire, caduc, représentant un ectoderme primitif destiné à disparaître. L'ectoderme définitif, formatif, embryonnaire, était représenté par la couche sous-jacente, celle que van Beneden avait considérée comme un mésoderme. On voit combien cette description a de rapports avec celles de Heape, par exemple, sur la Taupe. On est amené immédiatement à interpréter les faits de Rauber en disant que, d'après lui, le feuillet ectodermique primitif ne contribuerait en rien à la formation de l'embryon: celui-ci proviendrait entièrement de la masse interne (résidu vitellin, masse endodermique) qui se diviserait en endoderme et en ectoderme définitif ou formatif. Cependant ces conclusions, Rauber ne les donnait pas; il se bornait à décrire une tache embryonnaire tridermique, dont le feuillet superficiel se desquamerait pour ainsi dire (*couche de Rauber*), de sorte que le feuillet moyen deviendrait superficiel, et représenterait le véritable ectoderme définitif. Nous ne reproduisons pas la figure donnée par

1. Rauber, *Ueber die erste Entwickelung des Kaninchens* (Sitzungsberichte der Naturforschenden Gesellschaft zu Leipzig, décembre 1875, p. 103).

Rauber, puisqu'elle se trouve actuellement dans les traités d'embryologie [1]. En d'autres termes, Rauber et van Beneden se trouvaient d'accord quant à la présence de trois couches cellulaires; mais ils n'étaient plus d'accord quant à la signification de ces couches, puisque Rauber considérait l'ectoderme de van Beneden comme une couche caduque, desquamante, et assignait par suite la signification d'ectoderme définitif, permanent, à ce que van Beneden considérait comme un mésoderme.

Van Beneden, qui poursuivait des études sur la fécondation et la segmentation chez la lapine, les interrompit pour reprendre la question des feuillets, vérifier les assertions de Rauber, et pour examiner notamment la question des rapports de la ligne primitive et de l'apparition du mésoderme, question pour laquelle il se trouvait en désaccord avec Kœlliker. Dans son mémoire paru en 1880 [2], il maintient ses premières descriptions et conclusions, basées cette fois sur des faits plus nombreux et plus minutieusement étudiés. Il se refuse à admettre que la tache embryonnaire, après avoir été tridermique, redevienne didermique par disparition de sa couche la plus superficielle (couche de Rauber). « L'insuffisance des observations de Rauber (qui n'a en effet étudié qu'une ou deux vésicules blastodermiques), est, dit-il (*op. cit.*, p. 181), la cause de l'erreur dans laquelle il est tombé, quand il a considéré le feuillet externe de la tache embryonnaire comme étant destiné à disparaître. Il ne connaît aucunement les stades antérieurs, et ses études sur les stades subséquents sont aussi fort incomplètes. L'opinion qu'il exprime quant à la destinée du feuillet externe n'est pas du reste le résultat de l'observation directe; elle est une conclusion fondée, d'une part, sur une connaissance inexacte des taches embryonnaires plus âgées, auxquelles il attribue à tort une constitution didermique, d'autre part sur la ressemblance qui s'établit entre les cellules du mésoblaste primitif et les cellules épiblastiques, après que celles-ci sont devenues prismatiques, de pavimenteuses qu'elles étaient d'abord. »

Entre temps avaient paru les recherches de Lieberkühn, que nous avons précédemment analysées, sur le blastoderme des mammifères en général et de la Taupe en particulier, et une courte note de

1. Voir notamment : A. Prenant, *Éléments d'embryologie*, 1892, t. I, p. 142.

2. E. van Beneden, *la Formation des feuillets chez le Lapin* (Archives de Biologie, I, p. 136, 1880).

Kœlliker sur les feuillets du Lapin [1]. Bientôt ce dernier auteur reprenait la même question dans un mémoire extrêmement détaillé et accompagné de planches très démonstratives [2]. Il arrivait ainsi, d'une manière irréfutable, aux conclusions suivantes : L'aire embryonnaire du Lapin, au cinquième jour, est formée de trois feuillets : *a*, la couche de Rauber composée de grandes cellules plates nucléées; *b*, une couche intermédiaire de cellules pavimenteuses assez épaisses, qu'il faut, avec Rauber et Lieberkühn, considérer comme l'ectoderme définitif de l'embryon, et qui correspond à ce que van Beneden considère comme formation mésodermique; *c*, une couche profonde, l'endoderme, formée de larges cellules plates. — La couche de Rauber est une formation caduque qui disparaît et ne prend aucune part à la formation de l'ectoderme définitif; cette couche peut être comparée, comme l'a proposé Rauber, à la couche cornée du blastoderme des vértébres inférieurs (couche enveloppante de Reichert).

Nous l'avons dit, ces conclusions de Kœlliker sont basées sur des études admirables de précision et de détails, et elles paraissent entièrement irréfutables. Aussi est-ce sans étonnement que l'on vit, bientôt après, Van Beneden en reconnaître le bien fondé, et renoncer, *en partie*, à ses premières interprétations. En effet, en 1884[3], il s'exprime en ces termes (*op. cit.*, p. 399) : « Nous n'hésitons pas à reconnaître pleinement la vérité de la thèse soutenue par Kölliker, en ce qui concerne l'origine du mésoderme : l'assise moyenne du stade tridermique primitif n'est pas le mésoderme, comme nous l'avons cru d'abord; mais, conformément à l'opinion soutenue par Kœlliker, cette couche est tout entière employée à la formation de l'ectoderme du stade didermique. Comme Kölliker l'a soutenu dès 1879, le mésoderme n'apparaît que plus tard; il procède de l'épaississement médian de l'ectoderme, qui constitue la première ébauche de la ligne primitive; et c'est à l'extrémité postérieure de l'embryon que le mésoderme apparaît tout d'abord en même temps que la ligne primitive. »

1. A. Kœlliker, *Die Entwicklung der Keimblatter des Kaninchens* (Zoolog. Anzgr., 1880, n[os] 61-62).
2. A. Kœlliker, *Die Entwicklung der Keimblatter des Kaninchens* (Fetschrift z. Universit. z. Wurzburg, 1882).
3. E. van Beneden et Ch. Julin, *Recherches sur la formation des annexes fœtales chez les mammifères, lapins et chéiroptères* (Archives de Biologie, t. V, fasc. 3, p. 369; — 1884).

La question semblerait donc définitivement tranchée. Elle ne l'est nullement à notre avis, et toutes ces observations demandent une revision générale. En effet, s'il est bien établi que, avant le stade didermique qui précède l'apparition du mésoderme, la tache embryonnaire est à un état tridermique provisoire, et que, des trois couches alors existantes, la superficielle est une couche caduque (couche de Rauber) et la moyenne représente l'ectoderme définitif et non le mésoderme, rien n'est établi relativement à l'origine de cette couche moyenne, et quant à ses rapports génétiques avec celles entre lesquelles elle est interposée. Dans son beau mémoire de 1882, Kœlliker n'a pas de faits relatifs à l'origine de cette couche moyenne. Il dit seulement (*op. cit.*, p. 33) que la couche de Rauber doit être une partie de la paroi de la vésicule blastodermique primitive, et que les deux autres couches doivent dériver des sphères du reste vitellin, reste vitellin qui s'aplatit, s'étale et se divise en même temps en deux feuillets. Mais cela, il ne l'a nullement suivi pas à pas; il l'induit seulement, sous l'impression des études de Lieberkühn sur la Taupe. Or, ayant donné nous-même des observations de Lieberkühn une interprétation autre que celle de cet auteur, nous ne pouvons appliquer, pour notre part, avec Kœlliker, cette dernière interprétation au blastoderme de la lapine. En nous basant sur ce que nous revèle l'étude du Murin, nous devons concevoir des explications entièrement différentes. Aussi ne pensons-nous pas non plus que Kœlliker soit autorisé à dire (*op. cit.*, 1882, p. 38) : « Si mes conclusions sont exactes relativement à la signification et à la formation des trois feuillets primitifs du Lapin, il n'est plus possible d'admettre la conception de van Beneden sur la signification des diverses sphères de segmentation, à savoir que très primitivement il y a dès le début des sphères représentant le futur ectoderme, et des sphères représentant le futur endoderme, et qu'il existe à la fin de la segmentation un stade dit *métagastrula* avec un blastopore. Car il résulte de mes observations et de celles de Lieberkühn que l'ectoderme définitif de l'embryon est représenté par l'une des deux couches qui, comme l'ont démontré Lieberkühn et van Beneden lui-même, sont formées par les sphères internes de segmentation, sphères que van Beneden nomme endodermiques. A mon avis le germe, la vésicule blastodermique des mammifères, diffère de toutes les formations blastodermiques connues et ne peut en aucune manière être adaptée à une théorie de la gastrula. »

A notre avis la couche moyenne du stade tridermique en question, couche qui sera bien réellement l'ectoderme définitif de l'embryon, n'a pas l'origine que Kœlliker lui assigne dans les passages précédents. Telle qu'elle a été décrite par Rauber et par Kœlliker, elle est une production de l'ectoderme primitif, qui végète par sa face profonde, et donne ainsi naissance à deux couches, une profonde persistante, une superficielle caduque (couche de Rauber). La couche profonde serait assimilable au plancher de la masse amniotique du Murin, plancher persistant et représentant un ectoderme définitif et formatif; la couche superficielle (dite de Rauber) est assimilable aux débris du couvercle de la masse amniotique disloquée du Murin, débris caducs et destinés à disparaître. Chez le Lapin, les processus homologues à ceux que nous avons décrits chez le Murin, et que nous avons cherché à retrouver dans les études de Lieberkühn, de Heape, de Weysse, etc., sur la Taupe, le Porc, etc., ces processus seraient réduits au minimum : l'épaississement ectodermique, si puissant chez le Murin, se réduirait à la formation de deux couches; le travail de fissuration et de dislocation, si complexe chez le Murin, la Taupe, etc., se réduirait à une simple exfoliation de la couche superficielle (couche de Rauber).

Mais, d'après Kœlliker, cette couche moyenne, cette couche d'ectoderme définitif, que nous faisons dériver de l'ectoderme primitif, van Beneden lui-même l'aurait vue provenir du clivage de la masse interne (masse endodermique primitive, sphères endodermiques). Nous pensons qu'il y a ici confusion de deux choses bien distinctes. Van Beneden a bien vu et bien figuré une couche de cellules qui se sépare de la masse endodermique et se trouve interposée entre l'ectoderme et l'endoderme en voie de formation; mais, et c'est ici le point essentiel, dans la description de Van Beneden il s'agit d'autre chose que de la couche moyenne qui sera l'ectoderme définitif. Ce que Van Beneden a décrit et figuré comme couche moyenne, n'est pas, à proprement parler, une couche qui vient de se séparer de la masse interne, c'est une portion de cette masse interne, la portion centrale, qui n'est pas encore arrivée à compléter son étalement et son amincissement, et qui, par suite, sur la partie centrale de la tache embryonnaire, se trouve encore à l'état de superpositions multiples de cellules.

De cette interprétation nous croyons trouver la preuve, d'une

part dans nos études sur le Murin, et d'autre part dans les descriptions et figures de van Beneden.

Chez le Murin, n'avons-nous pas trouvé un stade (fig. 36, pl. II) où la masse interne, en voie d'étalement, a formé vers l'équateur de l'œuf un feuillet endodermique d'une seule couche de cellules plates, alors que vers le pôle supérieur cette masse interne, cette matrice de l'endoderme, est encore formée d'un amas de cellules superposées; mais ces cellules s'étaleront bientôt en se disposant là aussi en une seule couche, comme on le voit dans nos figures 39, 41, etc. Nous avons trouvé de plus une confirmation de ces faits dans l'analyse des descriptions de Frommel.

Or, si nous reprenons avec soin l'étude du mémoire de van Beneden (1880), nous y voyons cet étalement décrit avec grande précision, avec indication des différences qui se présentent sur la portion périphérique et sur la portion centrale de l'endoderme en voie de formation. Seulement, tout à fait vers la période finale de cet étalement, l'auteur a cru voir une nouvelle formation interposée aux deux feuillets primaires, alors qu'il s'agissait seulement d'un état non encore achevé de l'endoderme dans sa partie centrale. En effet, dans son stade V, il décrit et interprète fort exactement les choses. « La portion centrale, dit-il (*op. cit.*, p. 174), du gastrodisque (tache embryonnaire) caractérisée par la présence d'une couche endodermique continue et *composée de plus d'une assise cellulaire*, s'est étendue en surface; dans la partie périphérique du gastrodisque, les cellules endodermiques se sont écartées les unes des autres; elles forment maintenant une couche discontinue. » Puis passant à son stade VI, il décrit, dans la tache embryonnaire, d'abord l'ectoderme et l'endoderme, et puis, au centre de cette tache, des cellules interposées à ces deux feuillets. Pour lui ces cellules seraient la première indication du mésoderme; la chose est insoutenable; il a lui-même renoncé depuis à cette interprétation. Pour Lieberkühn et Kœlliker ces cellules sont les premiers rudiments de l'ectoderme définitif. Pour nous elles ne sont autre chose qu'un reste de la masse interne qui n'a pas été encore incorporé à l'endoderme en voie de formation; elles sont encore cet endoderme que, au stade V (voir la citation ci-dessus), van Beneden décrit comme *composé de plus d'une assise cellulaire*. Voyons en effet la description de ces cellules. « Il existe (*op. cit.*, p. 177) entre les deux épithéliums pavimenteux simples une troisième couche de cellules,

dont on aperçoit tout d'abord les noyaux. Chacun de ces noyaux est entouré d'une couche de protoplasma peu étendue. Ce protoplasma est assez granuleux et se colore légèrement en brun par le picrocarminate. Ces cellules à noyaux proportionnellement très volumineux sont serrées les unes contre les autres et forment une couche continue (dans sa figure 8, pl. V, l'auteur les représente cependant légèrement écartées les unes des autres, et en général globuleuses). Les limites de ces cellules ne se marquent pas du tout par le nitrate d'argent. Il est facile de voir que cette couche de cellules est intermédiaire entre les deux couches de cellules plates, et qu'il existe, par conséquent, dans la tache embryonnaire, trois plans de cellules. L'externe, formé de cellules plates, est l'ectoderme du stade précédent. L'interne, formé lui aussi d'une rangée unique de cellules plates, est l'hypoblaste. Le moyen, constitué par des cellules polyédriques et granuleuses, est le mésoblaste. » Nous répondrons : non, ce n'est pas le mésoblaste, ce sont des restes de la masse interne non encore utilisés pour la formation de l'endoderme, et leurs caractères concordent assez bien avec cette interprétation. C'est encore plus d'après les figures que d'après la description de l'auteur que cette concordance se manifeste, et cela surtout sur les coupes. Van Beneden a en effet figuré (fig. 2, pl. VI) une coupe de cette prétendue région tridermique : ici les caractères de ces cellules sont très nets; elles sont globuleuses, plus ou moins sphériques sur le dessin, et font bien l'impression de restes vitellins non encore différenciés en éléments endodermiques, et van Beneden les caractérise en ces termes (*op. cit.*, p. 180) : « Entre les deux couches de cellules plates, dans toute l'étendue de la tache, il existe une rangée unique de cellules granuleuses à formes variables, plus larges que hautes. Elles aussi ont des noyaux sphériques ou ovalaires, assez brillants, et semblables à ceux des cellules plates de l'hypoblaste. »

L'examen de cette figure 2 (pl. VI) de van Beneden montre qu'évidemment il ne s'agit pas encore, à ce stade, de voir dans cette couche moyenne l'ectoderme définitif de Rauber et de Kœlliker, car les éléments de cet ectoderme, d'après les excellentes figures de ce dernier auteur, ont des caractères et des dispositions bien différentes. Si ces éléments de la couche moyenne ne sont ni du mésoderme, ni de l'ectoderme définitif, nous ne voyons pas d'autre interprétation à en faire, que de les considérer comme des

derniers restes vitellins non incorporés encore à l'endoderme. Mais ce n'est pas par des raisonnements purs, par des dilemmes que se font les démonstrations en embryologie. Il faut une constatation directe; il faudrait au moins avoir entrevu l'incorporation ultérieure de ces cellules à l'endoderme sous-jacent et leur disparition graduelle. Or nous disons hardiment que van Beneden a vu et cette disparition (ou au moins la réduction graduelle de ces éléments) et entrevu cette incorporation.

Pour le premier point, disparition ou diminution graduelle de ces éléments, van Beneden constate (*op. cit.*, p. 190) que son prétendu mésoblaste, qui au début existait entre l'épiblaste et l'hypoblaste dans toute l'étendue de la tache, fait bientôt défaut dans une grande partie de son étendue... « Il faut admettre, dit-il, que le mésoblaste est refoulé dans la partie postérieure et sur les côtés de la tache embryonnaire. » Mais cette explication ne lui paraît pas suffisante, et aussitôt il en émet une autre, qui est purement et simplement la seconde des hypothèses que nous avons ci-dessus formulée, à savoir l'incorporation de ces cellules de la couche moyenne à l'hypoblaste déjà différencié au-dessous d'elles. « Ou bien, dit-il (p. 191), il s'opère une fusion entre le mésoblaste et l'hypoblaste dans la région circulaire, cette fusion s'opérant de telle manière que *les cellules du feuillet moyen viendraient individuellement* s'interposer entre celles du feuillet interne. Ce fait n'aurait rien d'étonnant, si l'on se rappelle l'identité d'origine de ces deux couches cellulaires. »

Ainsi nous pensons d'une part que la couche moyenne, celle que van Beneden appelait mésoderme, n'est autre chose qu'un reste de la masse interne en train de servir à la formation de l'endoderme et que par suite cette couche moyenne de van Beneden est tout autre chose que la couche moyenne de Kœlliker, Rauber, etc., laquelle est bien réellement de l'ectoderme, l'ectoderme définitif. Mais d'autre part, contrairement à Kœlliker et à Rauber, nous pensons que cet ectoderme embryonnaire définitif, qui apparaîtra plus tard, ne dérivera pas de la masse interne, mais bien de l'ectoderme primitif par la face profonde duquel il sera produit. Or, pour ce second point, nous trouvons encore dans van Beneden une indication qui nous paraît confirmative, car elle montre les étroites dépendances entre la couche de Rauber et l'ectoderme définitif. En effet, van Beneden dit qu'il ne saurait se rallier « à l'opinion de

Rauber et de Kœlliker en ce qui concerne la disparition de l'assise externe primitive, car il possède de nombreuses séries de coupes démontrant clairement que *ces cellules interviennent dans la formation de l'ectoderme définitif*[1] ». Mais cependant Kœlliker a démontré avec la dernière évidence (*op. cit.*, 1882) la disparition de la couche de Rauber, et en a étudié avec soin le processus (fragmentation des cellules en petites plaquettes dépourvues de noyau, etc.). Si donc cette couche est bien réellement caduque, et si cependant on a cru la voir s'incorporer à l'ectoderme définitif, c'est qu'en réalité les images qui ont donné cette impression se rapportaient non à une incorporation de la couche de Rauber dans l'ectoderme définitif, mais à une dérivation de cet ectoderme définitif aux dépens de l'ectoderme primitif qui n'est autre chose que la couche de Rauber, c'est-à-dire que ces images représentaient, selon l'expression même ci-dessus rapportée de van Beneden, l'*ectoderme primitif intervenant dans la formation de l'ectoderme définitif*[2].

Pour résumer cette longue étude critique, et préciser nos interprétations, nous pouvons dire que, dans la formation du blastoderme de la région embryonnaire du Lapin, plusieurs stades distincts se succèdent rapidement, et sur des vésicules que ni leur âge, ni leur volume ne permettent de rigoureusement sérier, de sorte que ces stades ont pu être confondus, et que la discordance des opinions émises s'explique en partie, parce que les divers auteurs croyaient parler d'un même stade alors qu'ils avaient réellement en vue des stades différents, des faits autres. Ces stades seraient les suivants en partant de la fin de la segmentation.

Stade I. — Stade d'une vésicule blastodermique monodermique, formée d'une paroi ectodermique à une seule couche de cellules, avec un gros reste vitellin au pôle supérieur de la face interne de cette vésicule ectodermique. La région embryonnaire est alors formée par cet ectoderme primitif et par la masse endodermique sous-jacente. Sur ce stade tous les auteurs sont d'accord.

1. Van Beneden et Ch. Julin, *Annexes fœtales, etc.*, p. 396.

2. Pour le sort ultérieur de la couche de Rauber, nous trouvons les mêmes variantes d'interprétation que nous avons signalées précédemment pour la Taupe, à propos du toit de la cavité secondaire de Heape. Les uns admettent une exfoliation, ou une disparition complète, par un procédé quelconque, des cellules de la couche de Rauber; les autres pensent qu'elles sont incorporées dans l'ectoderme définitif (voir Balfour, *Traité d'embryologie comparée*, Trad. fr., Paris, 1885, t. II, p. 202).

Stade II. — Stade semblable encore au précédent, si ce n'est que la masse endodermique s'est étalée périphériquement en un endoderme d'une seule rangée de cellules plates, alors que, en son centre, elle est encore formée de plusieurs couches, l'une inférieure de cellules endodermiques plates, l'autre de cellules encore indifférentes, mais destinées à s'incorporer graduellement dans l'endoderme sous-jacent. Alors la région embryonnaire peut paraître tridermique, par l'interposition de ces cellules entre l'ectoderme primitif et l'endoderme déjà formé. Cette couche moyenne de cellules est ce que van Beneden avait regardé comme un mésoderme. Nous voyons que ce n'est pas un mésoderme, mais que ce n'est pas non plus l'ectoderme définitif (voir stade IV). Ceci est donc le stade particulièrement étudié et figuré par van Beneden; mais ce n'est pas le stade étudié par Kœlliker et Rauber. La divergence des opinions et les différences des deux descriptions s'expliquent parce que les deux ordres d'auteurs ont eu sous les yeux des choses différentes.

Stade III. — Stade où le reste vitellin, la masse endodermique a fini de s'étaler entièrement en un endoderme d'une seule couche de cellules, doublant la paroi ectodermique primitive. Alors la vésicule blastodermique est didermique dans la région embryonnaire. Ce *stade didermique primitif* n'a été observé par aucun auteur. Ce que nous avons vu pour le Murin, et la nécessité de la succession des transformations, nous amènent à l'admettre hypothétiquement pour le Lapin. Sans doute ce stade est-il chez le Lapin très court, très fugace, et plus ou moins voilé par empiétement, sur lui, de celui qui le précède et de celui qui le suit. Il est au contraire net et isolé chez le Murin.

Stade IV. — Stade où l'ectoderme primitif donne naissance par sa face profonde à l'ectoderme définitif. Alors, la région de la tache embryonnaire est tridermique, sa couche externe étant représentée par l'ectoderme primitif (couche de Rauber), sa couche moyenne par l'ectoderme définitif, et sa couche profonde par l'endoderme. Ceci est le stade étudié par Rauber et par Kœlliker. Ce n'est pas le stade étudié par van Beneden; la couche moyenne ici présente est bien l'ectoderme définitif et non le prétendu mésoderme.

Stade V. — Stade semblable au précédent, avec cette seule différence que la couche de Rauber a disparu. La région embryonnaire

est donc redevenue didermique. Ce ***stade didermique secondaire*** est celui étudié par Kœlliker; il est le véritable stade didermique de l'embryologie comparée, c'est-à-dire celui qui précède l'apparition du mésoderme.

Stade VI. — Stade où apparaît le mésoderme, entre l'ectoderme et l'endoderme du stade précédent. Ceci est le stade tridermique classique, où la région embryonnaire possède ses trois feuillets définitifs et classiques, l'ectoderme, le mésoderme et l'endoderme. Il ne saurait être confondu avec les deux stades prétendus tridermiques, énumérés ci-dessus en second et quatrième rangs, stades où on trouve interposées, entre l'ectoderme primitif et l'endoderme, des formations qui sont tout autre chose que le mésoderme (restes vitellins dans un cas, ectoderme définitif dans l'autre).

Nous ne saurions nous dissimuler que bien des points sont hypothétiques dans cette tentative de sériation des stades de la formation des feuillets chez le Lapin. Cette tentative n'aurait même pas de raison d'être si nous n'avions pour guide la série des stades observés chez le Murin. Évidemment de nouvelles observations directes seraient nécessaires sur le Lapin, en prenant pour point de départ les hypothèses précédentes, c'est-à-dire un ordre d'idées tout différent de celui qui a présidé jusqu'à présent aux recherches de ce genre, et on sait combien, dans ces difficiles questions d'embryologie, les idées a priori ont d'influence sur l'interprétation des faits. Un fait bien établi chez un animal permet de comprendre chez un autre animal des dispositions qui sans cela resteraient énigmatiques : c'est ce qui a eu lieu pour chaque détail de l'histoire de la gastrula. Un travail de revision vient cependant de paraître sur le développement du blastoderme du Lapin [1], mais l'auteur paraît avoir pris comme base indiscutable les données de Lieberkühn et Kœlliker sur l'origine de l'ectoderme définitif, et il se préoccupe moins de les contrôler que de les expliquer par les conditions mécaniques que crée la présence d'une épaisse couche d'albumine autour de l'œuf. Ces recherches de R. Assheton sont cependant très remarquables et très complètes, mais nous paraissent présenter une lacune précisément dans les stades qui nous intéresseraient le plus. Il a fort exactement étudié la segmentation. Il constate une différence de volume, très peu accentuée, entre les deux premiers

1. Richard Assheton, *A Re-investigation into the early stages of the Development of Rabbit* (Quarterly Journal of microscop. Science, Déc. 1894, vol. 37. Prt. 2).

segments (*op. cit.*, p. 116); tandis que, d'après van Beneden, c'est la sphère de segmentation la plus grosse qui donne naissance à des cellules filles à division plus rapide, il a vu au contraire la division se produire plus vite dans le plus petit des segments primaires et dans ses descendants, etc., etc. Il décrit le stade que van Beneden désigne sous le nom de métagastrula, mais tout en figurant une vésicule creuse avec masse interne sur l'un de ses pôles, il n'admet pas pour cette masse la signification de cellules endodermiques, ni pour la paroi de la vésicule celle d'éléments ectodermiques. Passant alors à l'aplatissement et à l'étalement de la masse interne, il donne des figures (26 et 27 de sa pl. 16) où cette masse est informe, sans limites nettes des cellules; il s'agit là certainement de préparations défectueuses et desquelles il est difficile de tirer une conclusion. Enfin lorsque arrive l'achèvement de cet étalement, lorsque nous voudrions trouver des éléments de critique pour les stades que nous avons précédemment désignés par les chiffres III et IV, nous sommes en présence d'une énorme lacune, puisque sa figure 29 est d'une vésicule âgée de 103 heures, et que de là il saute à des figures (30, 34, 35) de vésicules âgées de 140 à 125 heures. Il y a donc là un vide de 24 heures en moyenne, alors que ses stades précédents sont assez régulièrement espacés de 6 à 6 heures en moyenne. Aussi avons-nous cherché en vain dans ces observations des éléments capables de confirmer ou de combattre notre manière de voir.

5° *Résumé général et conclusion.*

Nous avons étudié la masse amniotique du Murin et nous l'avons comparée à diverses formations analogues constatées chez divers mammifères. Cette comparaison peut conduire à différentes interprétations.

1° Ou bien on peut admettre qu'il s'agit là d'un seul et même processus, celui de la formation de l'amnios, ou tout au moins de processus qui dérivent d'un mode particulier de production de l'amnios par une masse ectodermique pleine. C'est l'interprétation que nous avons développée à plusieurs reprises dans les pages qui précèdent. Chez le Murin et chez le Hérisson, l'amnios se produit par une masse pleine qui se creuse. Chez le Hérisson, le couvercle de la cavité ainsi produite persiste et constitue l'amnios (lame ectodermique de l'amnios); chez le Murin, le couvercle de cette cavité se disloque, se réduit en fragments qui sont résorbés, et alors ce sont

les bords du plancher de la cavité qui se recourbent en plis amniotiques, lesquels, en marchant à la rencontre l'un de l'autre, effectuent l'occlusion de la cavité amniotique. Chez les animaux comme la Taupe et le Porc, pour ne rappeler que ces exemples, le processus est le même, seulement la formation des plis amniotiques est plus tardive, de sorte que leur apparition est sans rapport apparent avec l'épaississement ectodermique qui les précède, et avec l'exfoliation de la couche superficielle de cet épaississement (couche de Rauber du Lapin).

Comme corollaire de cette interprétation, il faut alors admettre que les animaux qui présentent un épaississement ectodermique dont la couche superficielle s'exfolie dérivent d'animaux chez lesquels la production de l'amnios se faisait par une masse ectodermique primitivement pleine et compacte et se creusant ultérieurement. Les processus constatés chez la Taupe et le Porc seraient des formes de retour de ce mode de formation massive de l'amnios vers le mode classique par plicature de l'ectoderme, tel qu'on le connaît chez les reptiles et les oiseaux. Cela ne veut pas dire que les animaux (Taupe et Porc) chez lesquels on constate ce mode de retour dériveraient de ceux chez lesquels on trouve actuellement la formation massive (Hérisson, Murin), mais que les premiers ont eu des ancêtres présentant cette formation massive comme la présentent actuellement les seconds. En un mot la formation massive de l'amnios serait une adaptation particulière qui peut se rencontrer dans divers ordres de mammifères, et, dans un même ordre, pourrait exister ou avoir existé le mode de formation connu chez les reptiles et oiseaux, le passage à la formation massive, et enfin le retour au premier mode, de même que dans le seul ordre des rongeurs on trouve des espèces à feuillets non inversés, des espèces à feuillets inversés, et des espèces présentant des dispositions de passage (voir *le Placenta des rongeurs*, 2ᵉ partie, p. 229 et 264). Ce rapprochement est d'autant plus significatif que l'inversion des feuillets et la formation amniotique massive sont peut-être une seule et même chose, ou au moins des processus le plus souvent intimement reliés entre eux.

A quelle condition la formation amniotique massive serait-elle une adaptation? Sans développer ici cette question, nous dirons que cette condition est, comme pour l'inversion, d'après Selenka [1],

1. E. Selenka, *Stud. über Entwicklung.*, V, p. 214 et 217.

l'adhérence précoce de la vésicule blastodermique à la paroi utérine, et nous ajouterons que cette adhérence précoce est déterminée par l'étroitesse de cette cavité utérine et le très petit volume de l'œuf à ce moment de sa fixation. Ce sont des considérations que nous nous réservons de développer ultérieurement, les très nombreux travaux parus dans ces dernières années sur la formation de l'amnios demandant à être examinés dans une vue d'ensemble. A cet égard W. Hubrecht[1] vient de publier un mémoire éminemment suggestif; mais tandis qu'il recherche l'origine phylogénétique de l'amnios dans la série des vertébrés, et arrive ainsi à des idées singulièrement subversives sur la parenté des mammifères avec les autres vertébrés, les considérations que nous venons d'indiquer (adaptation en rapport avec le petit volume de l'œuf et de la cavité utérine) se rapportent uniquement aux mammifères eux-mêmes, et n'ont même pour objet que de chercher à expliquer comment, dans un même ordre de mammifères, ont pu se produire des modes si divers de formation de l'amnios. La suite de nos études sur les chéiroptères doit nous fournir des éléments pour cette recherche; nous devons notamment étudier sur le Murin la formation de ce que van Beneden a appelé le proamnios.

2° Ou bien le processus d'épaississement ectodermique avec exfoliation de la couche superficielle et la formation de l'amnios sont choses indépendantes, sans rapport l'une avec l'autre, mais qui se trouvent, pour ainsi dire par hasard, réunies et confondues chez le Murin, par suite d'une condensation spéciale des actes de développement.

3° Dans ce dernier cas, l'exfoliation de la couche superficielle de l'épaississement ectodermique représenterait simplement le départ d'une couche protectrice : l'ectoderme se serait divisé, dans la région embryonnaire de l'œuf, en une couche profonde formative et en une couche superficielle protectrice, et cette dernière n'a plus de raison d'être lorsque se forme l'amnios; elle s'exfolie, ou s'incorpore de nouveau au germe, au moins en partie d'après divers auteurs (Weysse, Balfour, etc.).

Quelle que soit, parmi ces interprétations, celle qui pourra être admise, dans tous les cas, et ceci est la plus importante de nos conclusions, dans tous les cas *l'ectoderme formatif, définitif, dérive de*

1. A.-W. Hubrecht, *Die Phylogenese des Amnions und die Bedeutung des Trophoblastes* (Verhandelingen d. k. Ak. te Amsterdam, 1895).

l'ectoderme primitif et non du reste vitellin ou masse interne, cette masse interne (masse endodermique) *étant destinée à donner uniquement l'endoderme* (d'où dérivera plus tard le mésoderme).

Cette dernière conclusion justifie ce que nous avons annoncé dès le début de ce mémoire, après avoir étudié la segmentation chez le Murin, à savoir que nous reprenions la théorie de la *métagastrula*, abandonnée par son auteur même, van Beneden. — Chercher la formation de la gastrula d'un animal, c'est étudier le mode de forma-

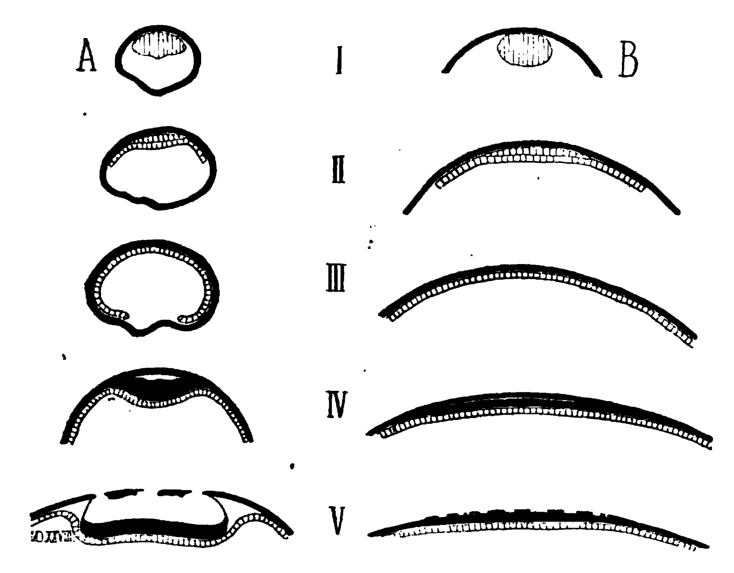


Fig. XXVIII. — Schéma récapitulatif des stades de formation du blastoderme de la région embryonnaire sur l'œuf du murin (A) et sur celui de la lapine (B). Ce schéma résume nos conclusions. — Voir le texte (page suivante).

tion de son ectoderme et de son endoderme. Dès que ces deux feuillets existent, la gastrula est constituée. Que la formation du mésoderme et de la corde dorsale aient des rapports avec la gastrulation, cela est certain, mais très variable selon les espèces animales. Nous étudierons l'origine de la corde dorsale chez le Murin, et verrons que chez lui elle est indépendante de la gastrulation. Nous nous en tenons donc à la définition rigoureuse de la gastrula, c'est-à-dire à l'étude de l'origine des deux feuillets primaires, ectoderme et endoderme.

Van Beneden avait merveilleusement, dans sa métagastrula, tracé l'histoire de ces deux feuillets primaires chez le Lapin et chez les

chéiroptères. Il a été amené à abandonner sa conception première sous l'influence des travaux de Rauber et de Kœlliker. Nous avons montré comment sa métagastrula était cependant toujours valable pour le Murin; nous avons essayé de lui restituer sa valeur pour le Lapin, en faisant une étude critique de la couche de Rauber et de l'ectoderme formatif, et cette étude a eu pour base la recherche d'un parallélisme à établir entre les faits sériés que nous avons observés chez le Murin, et les faits jusqu'à présent mal coordonnés, à notre avis, décrits par les divers auteurs, dont et surtout van Beneden, chez le Lapin. Nous ne saurions donc mieux terminer cette étude que par un schéma représentant ce parallélisme, et par suite figurant les stades que nous avons cherché à établir dans l'ontogénie du Lapin (ci-dessus, stades I à V).

Ce schéma (fig. XXVIII) représente les cinq stades que nous avons cherché à établir pour le développement du blastoderme de la région embryonnaire du Lapin, stades mis en parallèle avec ceux que nous avons directement observés chez le Murin. Dans la rangée verticale A est le développement du Murin; dans la rangée verticale B, est le développement du Lapin. Lapin et Murin sont les termes extrêmes des séries de mammifères que nous avons passées en revues (Taupe, Musaraigne, Hérisson, Porc) et qu'il serait facile d'intercaler ici en rangées verticales intermédiaires; mais il nous suffit de représenter les deux extrêmes. Enfin, comme explication de ce tableau de schémas récapitulatifs, nous rappellerons seulement que: en I est le stade de la vésicule blastodermique monodermique avec un gros reste vitellin; en II le stade d'étalement encore incomplet de ce reste vitellin (prétendu stade tridermique de van Beneden); en III le stade d'achèvement de l'endoderme par l'étalement complet du reste vitellin (le stade didermique primitif); en IV le stade de la couche de Rauber, stade en apparence tridermique, mais ne présentant en réalité que deux feuillets, l'endoderme d'une part, et d'autre part l'ectoderme divisé en deux couches; en V le stade d'élimination de la couche de Rauber (stade didermique secondaire). Nous n'avons pas représenté le stade VI, où, par production du mésoderme, le blastoderme devient tridermique (seul et véritable stade tridermique).

LE GANGLION DIT DU SPINAL

Par le Dr TROLARD

Professeur d'anatomie à l'École de médecine d'Alger.

Mayer, d'après Sappey, a le premier constaté, dans certains cas, la présence d'un ganglion sur le trajet intra-crânien du spinal. Vulpian, d'après tous les auteurs, a fait la même constatation. Enfin Hyrtl et Huber, d'après Testut, ont également rencontré ce ganglion.

Tout en mentionnant cette disposition, nos auteurs classiques ne semblent l'admettre que par déférence pour les anatomistes qui l'ont signalée. Ils font toutes réserves à ce sujet, attendu, disent-ils non sans raison, que le spinal étant manifestement un nerf moteur à son passage dans le trou déchiré, ce nerf ne peut et ne doit pas avoir de ganglion.

La raison physiologique est péremptoire; le fait anatomique n'en n'existe pas moins cependant. Je l'ai rencontré, pour ma part, trois fois sur douze pièces préparées à cette intention. Dans un cas, il était accolé au bord externe du nerf; dans le second cas, il reposait sur le tronc nerveux. Enfin dans le troisième, il était placé sur le bord supérieur du faisceau de la racine postérieure de la deuxième paire, au point où le spinal croisait ce bord.

Voulant mettre à profit cette heureuse rencontre du ganglion contesté, j'examinai les douze pièces que j'avais sous les yeux.

Sur l'une d'elles, où le spinal ne présentait pas de renflement, je constatai que la racine postérieure de la première cervicale n'existait pas. C'était un rameau qui se détachait du bord externe du spinal, allait s'engager dans la dure-mère au lieu et place de cette racine, c'est-à-dire au-dessous de l'artère vertébrale, et rejoignait la racine antérieure. Le nerf spinal fournissant la racine sensitive

d'un nerf mixte c'était tout au moins aussi extraordinaire qu'un nerf moteur muni d'un ganglion.

En examinant une autre préparation, je vis le spinal tout entier disparaître dans la dure-mère au-dessous de la vertébrale, puis reparaître un millimètre plus haut, pour reprendre son trajet ordinaire. J'enlevai la dure-mère à ce niveau et je constatai, non sans surprise, que de la boucle ainsi formée se détachait une branche qui allait se joindre à la racine motrice de la première paire.

Sur d'autres préparations enfin, j'aperçus une branche volumineuse se détacher du bord supérieur du faisceau de la deuxième racine postérieure et se jeter entièrement sur le spinal. Deux très maigres filets représentaient la première racine postérieure; du bord externe du spinal partait cependant une branche autrement considérable que les deux petits filets en question, pour aller dans l'espace atloïdo-occipital. Cette fois, c'était le spinal qui recevait une grosse branche sensitive, et la branche postérieure du premier nerf cervical était hors de proportion avec les origines médullaires.

Le problème se compliquait de plus en plus, et au lieu d'un seul fait anatomique anti-physiologique, je me trouvais en présence de dispositions de plus en plus bizarres. Sans cette accumulation d'invraisemblances, je serais peut-être passé à côté de l'explication cherchée. Évidemment, toutes ces invraisemblances n'étaient pas vraisemblables; il fallait trouver la clef de l'énigme.

En examinant à la loupe la troisième préparation dont je viens de parler, je distinguai que la branche émergeant du faisceau de la deuxième paire ne se confondait pas avec le spinal, qu'elle se détachait en relief sur ce nerf, puis se coudait pour se continuer en dehors avec la branche sensitive de la première paire. Les deux petits filets médullaires dont j'ai parlé venaient aussi croiser le spinal au niveau de ce coude. En somme, la racine postérieure de la première paire cervicale était constituée principalement par un rameau venant de la deuxième paire, laquelle, après un trajet ascendant emprunté au spinal, recevait les deux petites racines médullaires occupant la place des racines ordinaires, et se coudait pour aller à la dure-mère.

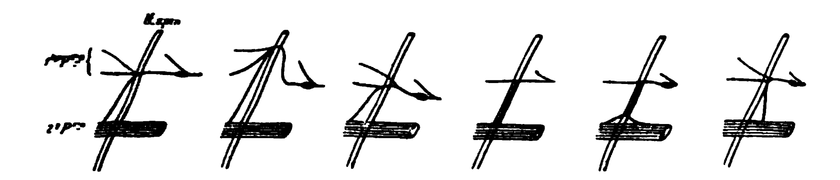
Je retrouvai cette disposition sur d'autres pièces, mais avec des variantes dues à l'origine de la branche qui vient de la deuxième paire, ensuite au mode de raccordement de cette branche, qui vient

de la deuxième paire, avec les fils médullaires supérieurs, et enfin à la longueur du trajet de cette branche.

Au sujet de l'origine de la branche en question, elle avait lieu tantôt sur le sillon collatéral postérieur, en contact même avec la radicule la plus élevée de la deuxième paire; tantôt sur le bord supérieur du faisceau radiculaire de cette paire, soit en dedans, soit au dehors du spinal, soit au niveau du point où ce nerf croisait le faisceau.

Le raccordement avec les filets médullaires supérieurs se voyait tantôt sur le tronc même du spinal, tantôt en dedans, tantôt en dehors de ce nerf. Dans ces cas, la branche principale semblait être suspendue par les petites racines médullaires.

Enfin, quant à sa longueur, tantôt elle ne montait pas plus haut que l'espace atloïdo-occipital, et alors le rameau qui s'en détachait se dirigeait horizontalement en dehors, après avoir reçu en dedans une racine médullaire qui était également horizontale. Tantôt elle montait beaucoup plus haut, et alors le rameau qui s'en détachait avait à descendre pour gagner le bord inférieur de l'artère vertébrale, les racines directes ayant elles-mêmes un trajet ascendant. Les schémas figurés ci-dessous représentent ces diverses dispositions



De ces observations, j'ai cru pouvoir conclure qu'en dehors des cas ordinaires, c'est-à-dire des cas où une ou deux racines médullaires, occupant la place assignée aux racines postérieures de la première paire, vont directement au trou dure-mérien pour former la racine postérieure du premier nerf cervical, cette racine est fournie principalement par une branche de la deuxième paire, laquelle se dirige d'abord en haut, puis horizontalement en dehors, quand elle ne dépasse pas le niveau de l'espace atloïdo-occipital, obliquement en bas et en dehors quand elle remonte plus haut. Avant de pénétrer dans la dure-mère, elle s'adjoint la ou les deux racines qui émergent du sillon collatéral postérieur, au-dessus du faisceau de la deuxième paire. Cette racine ou ces deux racines sont alors beau-

coup moins volumineuses que lorsqu'elles constituent à elles seules la branche postérieure du premier nerf central.

Ce premier point établi, il restait à trouver l'explication de la présence des ganglions.

Je remarquai d'abord que sur une pièce le renflement existait au point de rencontre de la branche ascendante et de la branche directe. Sur une seconde préparation, la jonction était moins nette à percevoir au niveau du ganglion. Toutefois, à la loupe, on pouvait conduire la racine ascendante très près de ce ganglion.

Je me demandai alors si ce n'était pas là le ganglion de la racine postérieure de la première paire. S'il en était ainsi, je ne devais pas rencontrer d'autrè renflement sur le restant de cette racine. D'une autre part, sur les autres pièces je devais rencontrer ce renflement. Ce fut, en effet, ce que je constatai. Il s'agissait en somme d'un simple changement dans la position ordinaire du ganglion, position d'ailleurs variable. Ainsi sur la première pièce, il était en dehors du spinal et très élevé. Sur la seconde pièce, il était beaucoup plus bas et siégeait sur le tronc même du spinal. Dans le troisième cas où je l'ai rencontré, il était situé sur le bord supérieur du faisceau radiculaire de la deuxième paire, au point où la racine principale se détachait à angle droit de ce faisceau.

J'ajoute que, lorsque le ganglion n'est pas intra-crânien ou intra-rachidien, sa position varie aussi. Je l'ai vu inclus dans l'épaisseur même de la dure-mère ; et, comme point extrême, je l'ai rencontré à 4 millimètres de cette membrane.

Je dois dire que je n'ai jamais rencontré le ganglion que d'un seul côté : deux fois à droite et une fois à gauche. Pour les dispositions que j'ai signalées relativement à la constitution de la racine postérieure de la première paire, je n'ai jamais vu non plus deux dispositions semblables sur le même sujet, à droite et à gauche, sauf les cas où cette racine est formée par une ou deux émergences médullaires directes, c'est-à-dire allant directement et à peu près horizontalement de la moelle à la dure-mère (3 fois).

L'explication que je viens de donner du ganglion prétendu spinal me paraît être la vraie, d'abord parce que je crois avoir bien vu et bien observé, et ensuite parce que j'en trouve la confirmation dans les lignes suivantes, que j'emprunte au *Traité d'anatomie* du professeur Sappey :

«... C'est surtout avec les racines postérieures des deux premières paires cervicales qu'ils (les filets médullaires du spinal) s'unissent. *Au niveau de cette union*, le professeur Mayer a signalé de petits ganglions dont l'existence avait paru douteuse... »

Il est probable que le professeur Mayer a vu les cas où le ganglion occupait le bord supérieur du faisceau de la deuxième paire.

« ... Le spinal s'anastomose : 1° avec les racines postérieures des deux premiers nerfs cervicaux qui lui envoient un filet au moment où *il les croise*, et qui assez fréquemment en *reçoivent un du spinal au moment où ils s'engagent dans l'orifice que leur présente la dure-mère...* »

Chose singulière! un des dessins d'Hirschfeld, reproduit dans l'ouvrage du professeur Sappey (fig. 567, 4e édition), montre très nettement que le ganglion du spinal appartient à la racine sensitive de la première paire.

A l'occasion des recherches précédentes, j'ai voulu me rendre compte des anastomoses du spinal avec les racines postérieures des paires cervicales, anastomoses qui me paraissaient aussi peu physiologiques que la présence d'un ganglion sur un nerf moteur.

Sur mes douze préparations je n'ai pas rencontré une seule fois ces anastomoses. Les filets du spinal s'inséraient très près des radicules, mais ne se confondaient pas avec elles. Et quand même une ou deux radicules, après leur émergence, se jetaient sur le spinal il était facile de constater qu'il n'y avait qu'un simple accolement.

J'ajoute que je n'ai pas vu le spinal aller jusqu'à la quatrième et la cinquième paire, ainsi que l'indiquent les auteurs. Je ne l'ai pas vu dépasser la troisième paire, au-dessus de laquelle il s'arrête le plus souvent. Le nombre restreint de mes préparations ne permet pas de juger la question; je mentionne seulement ce que j'ai vu.

Les auteurs disent aussi que les deux premières racines postérieures, faisant exception à la règle commune, sont plus grosses que les antérieures correspondantes. Cela est vrai pour la seconde; mais ne s'applique pas à la première, qui est très maigre, même avec l'adjonction du filet qui lui vient de la deuxième. Une seule racine quelquefois, du volume alors des autres radicules médullaires; le plus souvent, deux très minces; deux fois : trois, simples fils alors.

Je signale le volume énorme du ganglion de la deuxième paire. Le fait, constaté évidemment, n'est cependant pas relevé dans nos ouvrages classiques. Ce ganglion occupe pour ainsi dire tout l'espace formé par les deux os en regard, c'est-à-dire limité en haut par la face inférieure de l'arc de l'atlas, en bas par l'axis, dont le bord devient souvent une face concave. J'ai vu le ganglion faire hernie dans la cavité arachnoïdienne à travers la dure-mère.

Je note aussi en passant le plissement de la deuxième et de la troisième paire; le plissement est surtout marqué sur la deuxième. Ces ondulations des fibres radiculaires s'expliquent par les mouvements qui ont lieu dans la région.

J'ai enfin noté un petit fait qui n'est pas non plus d'une extrême importance, mais qui cependant me paraît mériter d'être signalé :

Nos maîtres font arrêter le ligament dentelé à l'atlas, sur les masses latérales de cet os. Or, il dépasse cet os, et par une languette effilée s'attache sur l'occipital, à l'extrémité du diamètre transverse de la circonférence de ce trou. J'ai eu occasion de voir la racine postérieure, émanant du ganglion, venir le contourner. Par la face antérieure, cette première dent s'applique sur l'artère vertébrale, à laquelle elle envoie une expansion fibreuse. Quelquefois le bord supérieur de l'échancrure est disposé de telle façon que l'artère repose sur la concavité.

Septembre 1894.

RECHERCHES

SUR

L'HISTOGÉNIE DU PANCRÉAS

CHEZ LE MOUTON

Par E. LAGUESSE
Docteur ès sciences,
Professeur agrégé à la Faculté de médecine de Lille.

(*Suite* [1].)

II. — *Formation et remaniement des cavités sécrétantes.*

Lorsque sur un fœtus de mouton de 10 à 12 centimètres de longueur, encore chaud, on résèque avec les ciseaux un petit fragment de la glande pancréatique, et lorsqu'on l'examine à un faible grossissement sans liquide additionnel, ou dans une goutte de sérum, on voit que cette glande est nettement disposée en grappe. Chacune des ramifications de moyen calibre des canaux aboutit à un petit lobule, infiniment mieux séparé des voisins que chez l'adulte, grâce à la présence d'un tissu conjonctif délicat très développé, qui les réunit tous. Chaque lobule est à son tour constitué par la réunion de petits grains glandulaires brillants, qui représentent chacun une cavité sécrétante. A un fort grossissement, on voit que la cavité sécrétante est généralement arrondie, quelquefois légèrement lobée (2 à 3 lobes). Elle présente une paroi épaisse, très réfringente, homogène. Son contour interne est marqué par un semis encore peu serré mais assez régulier de granules très brillants, et d'aspect absolument analogue au zymogène de l'adulte, matériel de la future sécrétion. A la longue, la paroi devient moins

1. Voir le nº de septembre-octobre 1895, p. 475.

homogène, montre par places les limites entre les cellules constituantes, quelques stries radiées, puis vaguement les noyaux.

Si l'on répète la même opération sur un fœtus de 30 à 40 centimètres environ, c'est-à-dire approchant de la fin de la gestation, on retrouve la disposition en grappe moins marquée, parce que le tissu conjonctif est relativement moins abondant, mais les lobules encore facilement isolables. Les grains glandulaires, acini, ou cavités sécrétantes [1] sont beaucoup plus volumineux et plurilobés. Assez généralement ils ont la forme d'un rein, et même d'un rein de fœtus, c'est-à-dire peu allongé, irrégulier, très lobé par des incisures superficielles. Du hile sortent un canal et un vaisseau. Parfois une incisure s'enfonce plus profondément et semble détacher un lobe; parfois au niveau d'un incisure, un vaisseau semble pénétrer. Tout autour, même paroi réfringente avec un liséré beaucoup plus large de grains brillants, répartis en petits amas serrés; le centre de l'acinus peu distinct. En ajoutant une goutte d'acide osmique à 1 ou 2 0/0, ces grains deviennent brun foncé, comme les grains de zymogène qui occupent la même situation chez l'adulte; ils réagissent de même d'autre part vis-à-vis des matières colorantes. En ajoutant au contraire de l'acide acétique au dixième, les noyaux apparaissent rapidement, mais les grains se dissolvent. Après un séjour plus long dans l'eau simple, ils disparaissent également. Mêmes réactions chez le fœtus de 10 centimètres.

Nous pouvons conclure de cette double observation, que, de bonne heure (nous les retrouverons plus tôt encore), des cavités sécrétantes ont apparu dans la glande, contenant à l'extrémité interne de leurs cellules un matériel de sécrétion formé de grains, qui possèdent l'aspect et les principales réactions du zymogène. Comme d'autre part plusieurs auteurs (Langendorf notamment) ont expérimenté l'action d'extraits du pancréas fœtal, et ont constaté qu'ils digéraient les albuminoïdes dès le commencement du troisième tiers de la gestation, nous admettrons provisoirement

1. Nous éviterons autant que possible le terme d'acinus que chacun comprend à sa façon. Quand nous l'emploierons, ce sera dans le sens de grain glandulaire, de cavité sécrétante de forme quelconque. Nous préférerons toujours cette dernière expression, précisément parce que, tout en déterminant la structure et la fonction, elle laisse indéterminée la notion de forme, très secondaire. Nous la préférerons aussi au terme utricule sécréteur, que nous avons employé ailleurs, et qui pourrait être encore mal interprété.

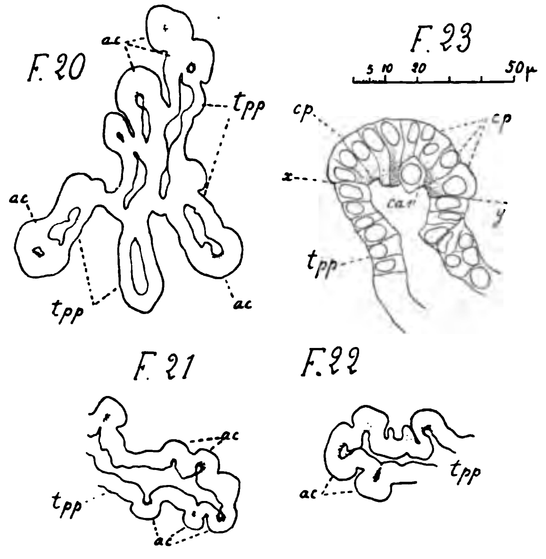
que ce matériel de sécrétion n'est autre chose que le zymogène tel que nous le connaissons chez l'adulte, et ne différant vraisemblablement de celui-ci que par les nuances qui existent entre un produit en formation et un produit parfait.

Nous pouvons conclure également de nos observations sur le vivant que les cavités sécrétantes apparaissent petites et simples, et peu à peu grossissent, se lobent, semblent même se diviser. C'est sur les coupes maintenant que nous allons chercher à connaître l'époque précise et le mode de leur apparition, leur structure et la nature exacte des remaniements qu'elles subissent.

Formation des premières cavités sécrétantes. — Nous nous sommes arrêtés, dans l'étude des tubes pancréatiques primitifs, à l'embryon ε de 65 mm.; c'est précisément sur le même que nous allons pouvoir assister à la formation des premières cavités sécrétantes nettes. A la vérité, quelques-unes ont déjà apparu antérieurement, et j'ai pu en distinguer sur l'embryon δ' de 48 mm. Mais elles étaient excessivement rares; le zymogène ne s'y distinguait pas encore. Nous allons au contraire le trouver pour la première fois en très petite quantité sur ε, à un stade très précoce par conséquent, longtemps avant qu'il puisse être utilisé dans la sécrétion externe.

Les cavités sécrétantes, simples culs-de-sac au début, se forment sur ε de deux façons : par différenciation sur place de petites portions de l'épithélium des tubes primitifs, ou à l'aide de nouveaux bourgeons développés aux dépens de ceux-ci. On remarque naturellement mainte forme de transition entre ces deux modes principaux. Le premier mode donne généralement naissance à des culs-de-sac sécréteurs terminaux, le second à de nombreux culs-de-sac latéraux. Dans le dernier cas, le bourgeon est souvent creux, mais souvent aussi il représente à l'origine un petit épaississement localisé de l'épithélium, une saillie verruqueuse pleine de sa face externe. Le centre, de très bonne heure, se déprime en une petite cavité à bords nets et comme taillés à l'emporte-pièce, due, semble-t-il, à l'écartement et au retrait graduel des cellules (fig. 33, 34). Sur ε, les cavités sont encore relativement peu abondantes, et la majorité des cæcums terminaux n'offre pas de modifications. Mais la transformation est assez rapide sur les embryons suivants, et sur θ (82 mm.), presque tous les tubes se terminent par un cul-de-sac nettement différencié (fig. 20); beaucoup d'entre eux portent d'assez nom-

breux culs-de-sac latéraux. Une abondante poussée de ces derniers se fait remarquer sur x (90 mm.) (fig. 21), et longtemps encore on en trouve de nouveaux en formation sur la paroi des canaux, presque confluents par places (fig. 22). Ils sont encore assez nombreux sur ξ (14 centimètres), rares au delà. L'épithélium restant des tubes pancréatiques primitifs, transformés en canaux excréteurs, s'est en effet aplati de plus en plus, et semble perdre



Figures 20 à 23. — *Apparition des cavités sécrétantes.* — *t p p*, tube pancréatique primitif ; *a c*, cavité sécrétante ou acinus.

Fig. 20. — Un bouquet terminal pris sur l'embryon θ (82 mm.). Tous les tubes pancréatiques primitifs se terminent par des cavités sécrétantes en forme de simples culs-de-sac, où se montrent déjà des grains de zymogène. — Verick, Oc. 1, Obj. 4, camera ; puis réduit d'un tiers par le mode de reproduction adopté, comme tous les dessins donnés dans le texte.

Fig. 21. — Culs-de-sac latéraux sur un tube primitif de l'embryon x (90 mm.). — Même grossissement.

Fig. 22. — Même image prise sur l'embryon v (115 mm.). — Même grossissement.

Fig. 23. — Type de cavité sécrétante terminale nouvellement formée, vue à un plus fort grossissement. (Zeiss, Oc. 4, Obj. apochr. à immers. homog. 2,0 mm. Apert. 1,40, camera.) Elle est réduite à un simple cul-de-sac, à une calotte hémisphérique, limitée par les lignes *x* et *y*, coiffant l'extrémité d'un tube pancréatique primitif. Deux sortes de cellules y sont différenciées : des cellules principales, *c p*, contenant du zymogène, et des centro-acineuses primitives *c a*.

graduellement la faculté de donner de nouveaux bourgeons acineux ; un autre procédé deviendra nécessaire pour assurer l'accroissement en volume de la glande.

J'ai dessiné dans la Planche hors texte, fig. 3, 4 et 5, trois cavités sécrétantes en voie de formation, prises sur ε, dont deux

sont terminales (fig. 3 et 5) et une latérale (fig. 4). Pour suivre la différenciation des cellules, prenons le cas le plus simple, la naissance d'un cul-de-sac terminal. Examinons attentivement la partie de l'épithélium comprise entre les lignes x et y. Nous verrons qu'en ce point, une rangée de sept cellules de la coupe 5 se distingue du reste par un aspect plus sombre. Presque insensiblement, de la périphérie au centre de cet amas, les cellules augmentent de hauteur, tendent vers la forme pyramidale, et se distribuent radiairement autour du centre de figure. Les noyaux émigrent vers la base, ordonnant leur grand axe parallèle à celui de la pyramide et deviennent plus foncés aussi. Leur membrane s'épaissit, les nucléoles grossissent et deviennent plus nombreux (3 à 5, quelquefois davantage), le réseau de linine et ses grains apparaissent un peu plus nettement [1]. Dans toute la hauteur de l'élément, mais tout particulièrement au niveau de la zone apicale, le protoplasma densifié et devenu plus granuleux, se colore plus vivement, notamment par la safranine. La ligne de contour interne de l'épithélium est marquée par un trait plus net et plus foncé. Sur d'autres culs-de-sac mieux qu'ici, elle paraît un peu tremblée, et constituée comme par une file de points vivement colorés, qui représentent peut-être les premiers grains de zymogène. Dans la plupart des cavités sécrétantes, les choses en sont restées là; plusieurs même ne sont reconnaissables qu'à la migration commencée des noyaux vers la base des cellules. Dans d'autres au contraire, la zone apicale paraît moins finement granuleuse, sans que ces granules aient perdu leur aspect mat et se détachent nettement sur le fond. Enfin dans quelques-unes, très rares encore sur ε, et dont la fig. 3 représente un beau type, la différenciation est poussée plus loin, et, dans la zone apicale de presque toutes les cellules, apparaissent quelques grains de zymogène très fins (les plus volumineux ne dépassent guère 1/4 de μ), mais possédant déjà une vive réfringence, et se colorant en rouge foncé intense par la safranine.

1. Il n'est pas toujours facile de préciser, ici surtout, la limite entre les nucléoles vrais (paranucléine) et les plus gros grains de nucléine. Par la double coloration safranine violet de gentiane, ces derniers se teignent en violet foncé comme la membrane nucléaire, les plus gros nucléoles restent vivement réfringents, se teignent au contraire franchement en rouge rubis, mais sont bordés d'un liséré violet. Plus ils sont petits par conséquent, plus le cercle rouge diminue, et moins la distinction devient facile. Il est fort vraisemblable du reste, et la présence du liséré violet tendrait à le prouver, que la paranucléine s'individualise peu à peu aux dépens et au centre des plus grosses masses de nucléine.

Encore très écartés l'un de l'autre, limités au chiffre de 10 à 20 par élément, ils sont généralement relégués tout au sommet de la pyramide; on peut en trouver pourtant quelques-uns épars jusqu'au voisinage du noyau. Disons de suite, pour compléter, que de telles cavités sécrétantes avec grains sont plus abondantes sur η (77 mm.), mais encore peu nombreuses, groupées en certains points de la glande plus avancés en différenciation, notamment vers le point de pénétration du canal de Wirsung, et vers la périphérie de l'organe. Elles sont fréquentes sur θ (82 mm.), et sur ι (87 mm.), en grande majorité sur $\varkappa$ (90 mm.), et λ (95); et les grains, plus gros (j. à 1/2 μ et même parfois un μ) et plus nombreux, forment souvent un amas serré s'étendant graduellement du côté de la base, quelquefois jusque près du noyau.

Assez rarement la cavité nouvellement formée, simple cul-de-sac, est aussi profonde que celle représentée Planche hors texte fig. 3, et étranglée au col. Généralement elle se présente (fig. 23) comme une sorte de calotte hémisphérique ou un peu plus qu'hémisphérique, à paroi épaisse, coiffant l'extrémité d'un tube primitif (fig. 24 à 26), ou appliquée sessile sur les côtés de ce tube. Nous venons de décrire suffisamment sa constitution; ajoutons-y pourtant un élément, quelquefois encore absent et jouant un faible rôle ici, mais dont l'importance ira augmentant. Lors de la formation du cul-de-sac sécréteur, très souvent un ou deux noyaux, au lieu d'émigrer vers la périphérie, se sont au contraire rapprochés de la lumière (*ca1* fig. 3 et 5, Pl. hors texte, et fig. 23 et 26 du texte). Les cellules auxquelles ils appartiennent ne diffèrent d'abord pas sensiblement des voisines; pourtant, elles restent généralement plus petites, souvent assez régulièrement polyédriques, toujours en contact avec la lumière par une large surface. Puis, tandis que les autres deviennent de plus en plus foncées, et se chargent de grains, elles n'offrent pas trace de ces derniers, et vont au contraire s'éclaircissant. Nous pouvons les considérer dès maintenant comme des cellules centro-acineuses. Nous les appellerons centro-acineuses primitives; car il en est une autre source plus abondante, que nous découvrirons par la suite. Les représentants de ces centro-acineuses secondaires existent déjà, mais ne méritent pas encore de porter un tel nom, n'ayant pas encore pénétré au centre de l'acinus.

Quoi qu'il en soit, nous voyons qu'il y a dès maintenant en principe, dans les cavités sécrétantes, deux assises cellulaires, dont

l'interne est réduite à fort peu de chose. Dans les glandes salivaires, d'après Chievitz, lorsque les acini apparaissent, simples extrémités renflées et nouvellement creusées des tubes, ils ont d'emblée une seule couche de cellules, ainsi que les dernières ramifications des canaux; c'est seulement plus loin dans l'arbre excréteur qu'on trouve deux couches. Dès que les alvéoles se creusent, des cellules à mucus apparaissent dans les alvéolo-linguales, chez l'embryon humain de seize semaines. Elles se différencient isolément au milieu de cellules encore indifférentes. La formation de cavités sécrétantes, actives dès l'origine, est donc ici bien moins précoce que dans le pancréas, et le mode de formation assez dissemblable.

Différenciation des canaux excréteurs. — Nous venons de voir les tubes pancréatiques donner naissance à des acini par différenciation sur place, ou bourgeonnement de leur paroi épithéliale, en une foule de points de leur parcours aussi bien qu'à l'extrémité. Que devient l'ensemble des portions non différenciées? Il est facile de vérifier qu'il donne naissance à l'arbre creux représentant les voies d'excrétion. Nous avons vu celles-ci peu développées sur ε, former un très court bouquet de conduits cylindriques à la suite du canal de Wirsung. Ces conduits étaient évidemment dus à la régularisation des tubes moniliformes sur une petite partie de leur parcours. Graduellement mais lentement à partir de ce point, cette régularisation gagne vers la périphérie, car sur θ (82 mm.) j'ai retrouvé le bouquet primitif beaucoup plus développé, et, sur ξ par exemple (14 centimètres), on apercevait quelques-uns de ces canaux dans toutes les parties de la glande. On remarquera de plus, sur ce même embryon, que les portions encore non régularisées des tubes primitifs sont pourtant considérablement modifiées. Peu à peu, les bosselures des tubes moniliformes se sont atténuées et tendent à disparaître, la lumière a de nouveau diminué de largeur, et son diamètre ne mesure plus en général qu'une fois et demie à deux fois la hauteur de l'épithélium. Le diamètre total du tube a diminué, et mesure de 20 à 40 μ en moyenne, alors qu'il a été de 25 à 50 et 60 μ sur ε. Enfin sur ο (16 cent. 1/2), on peut dire, qu'à de rares exceptions près, il n'existe plus de parties indifférentes, embryonnaires, et qu'il n'est presque point de portion de la glande qui ne possède nettement les caractères ou de cavité sécrétante ou de canal excréteur. Parmi ces derniers les plus petits, au col même des acini, ne mesurent plus que 10 à 20 μ de

diamètre extérieur, avec une lumière de 4 à 8 μ en moyenne, et un épithélium de 4 à 8 μ d'épaisseur également, dont les éléments sont généralement en forme de pavés aplatis ou cubiques, ayant peu d'affinité pour les colorants, et à noyau pauvre en chromatine (fig. 28, 31, 32). En redescendant vers le canal de Wirsung, on trouve des conduits qui vont progressivement s'élargissant, encore un peu irréguliers par places, et dont l'épithélium se transforme en une rangée de cellules prismatiques de plus en plus hautes. Sur des embryons plus âgés, le diamètre des canaux terminaux diminuera encore un peu, et surtout la hauteur de leur épithélium, qui finira par être constitué par des cellules très minces dans les segments intercalaires (Schaltstücke) des fœtus à terme (ψ), et plus encore chez l'adulte.

Que sont devenues, dans ces transformations, les cellules troubles et sombres que nous avions vues disséminées le long des tubes pancréatiques primitifs? Nous avons dit qu'elles nous paraissaient être les éléments précurseurs des cellules sécrétantes : leur sort après l'apparition de ces dernières est tout en faveur de cette opinion. Toujours disposées de préférence en bordantes, sur ε déjà elles deviennent plus rares, nombreuses encore sur certains tubes, exceptionnelles sur d'autres. Elles sont en diminution sur η, sur θ, très rares sur κ (90 mm.), et n'existent plus guère qu'en certaines régions du centre de la glande [1]. A un âge plus avancé, elles ont à peu près complètement disparu. Pourtant, très tardivement encore, on peut en retrouver quelques-unes çà et là, témoins persistants de l'état primitif; c'est ainsi que j'en ai aperçu une encore très nette, gonflée et faisant saillie, dans une rangée d'éléments en pavés un peu aplatis appartenant à un des canaux les plus fins, sur un embryon de 17 centimètres (π). D'une façon générale, à mesure que se différencient les canaux réguliers, elles reculent devant eux, et on ne les retrouve dans ces derniers qu'à l'état sporadique. Ces éléments caractéristiques des tubes pancréatiques primitifs sont donc destinés à disparaître, mais non sans se relier aux éléments sécréteurs définitifs. Ainsi, sur θ notamment, j'ai trouvé un cul-de-sac terminal en voie de différenciation formé sur la coupe d'une douzaine d'éléments, dont 2 seulement portaient à leur extrême pointe

1. Dans la différenciation des cavités sécrétantes et des canaux, à l'exception du point de pénétration de ceux-ci, en général la périphérie de la glande évolue plus rapidement que les parties centrales.

quelques grains de zymogène. Or, au fond même de ce cul-de-sac, on voyait une seule cellule, pyramidale elle aussi, mais gonflée, volumineuse, à noyau arrondi, ayant tous les caractères des cellules troubles et sombres. Inversement, j'ai cru voir parfois une cellule à grains isolée dans la paroi d'un tube primitif au voisinage de quelque cavité en formation. Il semble donc que ces deux espèces d'éléments soient de la même famille, puisqu'ils peuvent aux époques de transition se suppléer l'un l'autre. Mais on peut généraliser davantage. Il existe partout en principe, sur les embryons de 60 à 80 millimètres, deux assises de cellules, l'une de charpente, l'autre sécrétante [1], dans les tubes pancréatiques primitifs, aussi bien dans les parties encore non différenciées de ceux-ci, que dans leurs portions transformées en acini : l'interne est continue dans le tube, est discontinue dans l'acinus, où elle n'est plus représentée que par les centro-acineuses; l'externe, discontinue dans le tube (cellules troubles généralement bordantes, *ct*, *ct'* pl. hors texte fig. 1 et 2), est continue dans la cavité sécrétante (cellules à grains de zymogène). La façon dont se comporte cette dernière assise dans certains bourgeons pleins semble bien montrer qu'elle a une réelle unité d'un bout à l'autre. En effet, nous avons vu, sur γ, les cellules troubles bordantes se réunir souvent en un groupe, en une sorte de lunule doublant en dehors l'épithélium (pl. IV, fig. 6). Les lunules se retrouvent sur ε, mais quelques-unes d'entre elles sont formées d'éléments dont les caractères sont intermédiaires aux cellules troubles et aux cellules à grains en voie de différenciation, de telle sorte qu'il est difficile de dire si ce bourgeon donnera naissance à une cavité sécrétante, ou à un îlot de Langerhans. D'autres lunules sont manifestement formées de cellules troubles, mais dont les noyaux ont gagné la base, et commencent à orienter leur grand axe radiairement autour d'un centre commun. Que les deux cellules de la couche interne placées à ce niveau s'écartent l'une de l'autre, et nous aurons un acinus avec sa cavité; ces deux cellules en formeront plus tard les centro-acineuses secondaires (fig. 33 et 34). Il semble donc que l'assise externe, qui jusqu'ici tendait à former des cellules troubles isolées, ou des îlots pleins (organites peut-être d'une sécrétion interne), a simplement modifié cette tendance pour former les acini, et qu'en certains points

1. Les cellules troubles nous apparaîtront bientôt en effet comme telles au même titre que les cellules à grains.

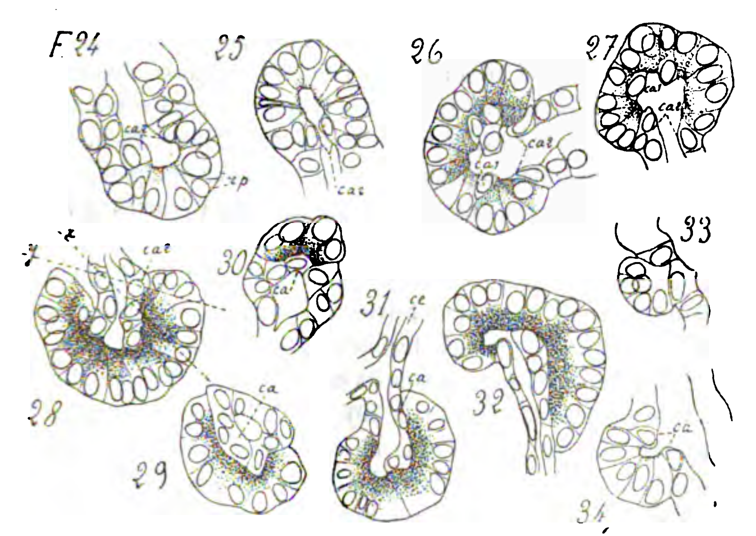
même, quelques-uns des acini provenant de bourgeons pleins dérivent directement de cellules troubles[1]. S'il en est ainsi, lorsqu'un âge est arrivé, où d'emblée les cellules de la deuxième assise se transforment en éléments à sécrétion externe (éléments à zymogène), où d'autre part les îlots de Langerhans ne naissent plus directement de la paroi des tubes primitifs mais des acini eux-mêmes, les cellules troubles, isolées ou réunies en croissants, n'ont plus qu'à disparaître, et c'est ce qu'elles font en réalité.

Formation des centro-acineuses secondaires. — Nous avons laissé les cavités sécrétantes nouvellement individualisées à l'état de simples culs-de-sac, de calottes à peu près hémisphériques coiffant l'extrémité des canaux, ou sessiles le long de leurs parois. On en retrouve encore assez longtemps sous cet état simple (nombreuses encore sur ξ par exemple); mais bientôt les premières formées se modifient. Elles commencent par augmenter de volume et s'approfondir, à bomber de plus en plus à l'extrémité du tube, à la manière de vésicules de caoutchouc qu'on insufflerait lentement, pour se transformer en cavités à peu près sphériques ou légèrement piriformes, se continuant avec l'émissaire par un collet rétréci (fig. 26, 27, 28, 31). En même temps en effet, du fait même de cette croissance, les sessiles tendent à se pédiculiser (fig. 31). Les acini à peu près sphériques de ce type, rares sur λ, plus abondants sur ν, ξ, sont devenus la grande majorité sur ο (16 cent. 1/2).

Mais pendant ce temps des changements intéressants se sont produits dans leur structure. Dans les cavités formées par simple différenciation des extrémités des tubes primitifs, on voit assez généralement (fig. 24 et 25 et pl. fig. 3), qu'au-delà des deux pointes de l'arc constitué par les cellules transformées, non seulement les noyaux n'émigrent pas vers la face externe de l'épithélium, mais ils se rapprochent de la face interne. Les deux cellules limitant cet arc, souvent en cinèse, viennent même faire saillie, rétrécissant ainsi un peu l'entrée du cul-de-sac. Nous pouvons dès maintenant considérer ces cellules saillantes comme destinées à s'invaginer dans la cavité sécrétante, en entraînant d'autres à leur suite, pour consti-

1. Cette manière de voir a un autre avantage. On s'explique difficilement tout d'abord comment il se fait que les acini naissent tantôt par différenciation de la paroi des tubes ou bourgeons creux, tantôt par bourgeons pleins. Dans l'hypothèse que nous admettons, il est fort naturel au contraire que les acini succèdent aussi bien à des cellules troubles intercalées dans une assise unique qu'à des lunules, et se développent tantôt par modification sur place, tantôt par bourgeons pleins analogues à ces lunules.

tuer des centro-acineuses secondaires. Dans les acini développés par bourgeons pleins, l'origine première de ces cellules est également nette. La comparaison des acini des fig. 33 et 34 la fait assez bien ressortir. En 33, le bourgeon est encore plein, car il était débité normalement en une série de 4 coupes dont celle-ci est la médiane, ne montrant aucune espèce de cavité. Or on le voit formé de 2 assises de cellules : 4 externes pyramidales, disposées



Figures 24 à 34. — *Formation des centro-acineuses secondaires.* — *c p*, cellules principales; — *c a 1*, centro-acineuses primaires; — *c a 2*, centro-acineuses secondaires; — *c e*, canal excréteur. (Zeiss. Oc. 4, Obj. imm. h. 1,40, camera.)

Fig. 24 à 28. — Les divers stades de la formation des centro-acineuses secondaires. La partie terminale du canal excréteur s'invagine peu à peu dans la cavité sécrétante. — Fig. 24 et 25 sont empruntées à l'embryon θ (82 mm.); la cavité et le zymogène commencent à peine à se différencier; au col de l'acinus se forme une collerette de cellules proéminentes *c a 2*. — 26 et 27, embryon ξ (140 mm.), la collerette s'enfonce dans l'acinus pour rejoindre les centro-acineuses primitives; — 28, acinus achevé, embryon o (165 mm.).
Fig. 29 et 30. — Deux coupes obliques d'acini (embryon o), analogues à celles qu'on obtiendrait sur l'acinus précédent, par des sections dirigées suivant les lignes *x* et *y*.
Fig. 31 et 32. — Cavités asymétriques, prises l'une sur l'embryon o, l'autre sur l'embryon ρ (205 mm.); un canal excréteur différencié, *c e*, à cellules aplaties.
Fig. 33 et 34. — Cavités sécrétantes se développant latéralement sur un tube primitif. Embryon η (77 mm.); — 33 représente la section médiane d'un bourgeon encore plein (les coupes précédentes et suivantes étaient pleines et tangentielles); — 34, la coupe médiane d'une formation un peu plus avancée, où les deux cellules *c a* représentent l'ébauche des centro-acineuses secondaires.

radiairement et à noyaux rejetés vers la base, 2 internes ayant gardé les caractères primitifs, et en continuité avec l'épithélium voisin. Que ces deux éléments s'écartent l'un de l'autre, il en résultera une cavité analogue à celle que nous apercevons sur 34,

rétrécie comme précédemment à son entrée par 2 cellules saillantes, futures centro-acineuses secondaires. En réalité, en considérant les choses dans l'espace et non plus en coupe, cette entrée est rétrécie tout autour par une collerette complète de cellules saillantes. Quel que soit le mode d'origine de la cavité sécrétante, elle nous présentera donc toujours à un moment donné une figure analogue à celle-ci. Que va-t-il arriver maintenant? Un simple coup d'œil comparatif jeté sur les figures 24 à 28, représentant les différentes phases du phénomène, en rendra mieux compte qu'une longue description. Peu à peu la collerette, dont les cellules se multiplient activement par caryocinèse, s'allonge en un tube, qui aux acini latéraux primitivement sessiles forme un court émissaire. Mais, de plus, les dernières cellules de ce tube semblent glisser obliquement dans l'entonnoir formé par les éléments à zymogène écartés à l'orifice de la cavité sécrétante, et s'enfoncer peu à peu dans celle-ci, entraînant tout le tube à leur suite. Il en résulte bientôt des images analogues à la fig. 28, et que l'on retrouve en abondance sur l'embryon *o* (16 1/2 cent.). La plupart des acini sont alors à cet état, mais comme ils ne sont pas tous coupés normalement, il en résulte souvent des aspects singuliers (29, 30) qui feraient croire parfois à la présence d'une assise continue de centro-acineuses revêtant toute la cavité, mais qu'on interprétera facilement en supposant la coupe conduite selon les lignes *x* ou *y*. Enfin les centro-acineuses peuvent être plus développées d'un côté que de l'autre, et la cavité être asymétrique (fig. 31, 32) [1]. Nous avons maintenant ainsi, dans chaque cavité sécrétante, des cellules centro-acineuses primitives développées dans la paroi même du cul-de-sac en formation, et des cellules centro-acineuses secondaires, plus nombreuses, qui viennent s'y mêler, s'y confondre bientôt, et qui ne sont autres que les cellules de l'émissaire glissant, pénétrant peu à peu dans la cavité. Ainsi se trouve justifiée la proposition de Langerhans (53), qui fait des centro-acineuses, lors de sa découverte (1869), des cellules épithéliales en continuité avec celles des canaux sécréteurs, n'en différant

1. Il semble que le mécanisme de la pénétration soit assez facile à comprendre. Lorsque l'acinus, qui représentait d'abord une coupe hémisphérique à parois épaisses, se dilate par multiplication de ses cellules, son ouverture prend la forme en entonnoir, et les premières cellules du canal, restées adhérentes aux bords épais de la coupe, prennent de ce fait la forme en coin. Qu'elles viennent à se multiplier, elles glisseront tout naturellement le long des parois de l'entonnoir. L'axe de leurs caryocinèses étant toujours parallèle à la surface du tube, elles contribuent uniquement à l'élongation de celui-ci.

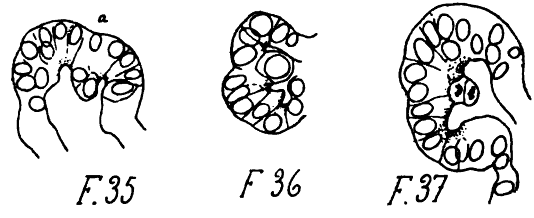
pas sensiblement, et celle de Saviotti (86), qui les considère comme représentant l'origine même de ces canaux. Ainsi se trouve justifiée surtout, en ce qui concerne les centro-acineuses secondaires, l'opinion de Latschenberger (55), qui, en 1872, écrit en propres termes qu'elles ne sont autre chose que ces canaux eux-mêmes invaginés dans l'alvéole [1]. Chez les Poissons osseux, comme je l'ai montré ailleurs (50), la grande majorité de ces cellules se différencient sur place : ce sont donc des centro-acineuses primitives. Je crois qu'il n'est plus guère possible de douter maintenant de la véritable nature épithéliale de ces cellules, et j'invite instamment ceux qui auraient encore quelques doutes, qui seraient encore disposés à y voir des cellules conjonctives ou migratrices, à examiner quelques fœtus de mouton de 15 à 18 centimètres environ. Quelquefois ces tubes centro-acineux sont admirablement mis en relief par un long séjour dans le liquide de Muller et la coloration à l'hématoxyline, car il arrive un moment où les noyaux des cellules sécrétantes sont devenus très difficiles à colorer, tandis que ceux des éléments dont nous nous occupons se teignent encore vivement en violet.

Lobation des cavités sécrétantes. — Nous en aurions fini avec les cavités sécrétantes, si elles gardaient la forme primitive, et si elles ne subissaient des remaniements jouant le principal rôle dans l'accroissement de la glande. Aeby a dit à propos du poumon, qu'à partir de la naissance, la croissance n'a plus lieu que par augmentation de volume des éléments existants (acini et alvéoles), et jamais par adjonction de nouveaux éléments bourgeonnant aux dépens des premiers. Chievitz, dans ses recherches, applique la même loi aux glandes salivaires. Il va même plus loin. Il admet qu'à partir du moment où la glande est creuse jusqu'aux extrémités, où tout est différencié en alvéoles, canaux, segments intercalaires, il ne se forme pas de nouveaux rameaux sur l'arbre creux ramifié qui représente l'ensemble de l'organe. Car il faudrait pour cela, ou bien que naquissent sur les canaux excréteurs de nouveaux bourgeons, ou que chaque alvéole (cavité sécrétante) se divisant, donnât un bouquet de canaux de nouvelle formation, portant chacun à l'extrémité une alvéole secondaire. Or il n'a jamais observé l'un ou l'autre de ces cas. En revanche, il voit, dans la sous-maxillaire

1. In der That sind sie nicht anders als diese (Canälchen); da, wo der Ausführungsgang und das secernirende Schlauch in einander übergehen, *schieben* sie sich eine Strecke weit in den letzteren hinein....

surtout, les alvéoles subir une augmentation de volume considérable, partie par extension en longueur et largeur, partie par développement de diverticules latéraux qui peuvent devenir à leur tour d'assez longs culs-de-sac tubuleux ramifiés [1]. Il croit donc que c'est uniquement grâce à cette augmentation de taille, et à cette lobation des acini, que la glande s'accroît en volume, depuis le milieu de la période de gestation environ, jusqu'à l'âge adulte. Nous croyons volontiers avec l'observateur danois que les choses se passent ainsi en effet, dans les glandes muqueuses tout au moins. Mais il en est tout autrement dans le pancréas. Nous allons voir de bonne heure les cavités sécrétantes se lober, s'allonger, se ramifier; mais cette lobation ira chez l'embryon jusqu'à la division, et sera le principal facteur dans l'accroissement de l'organe.

A peine les acini se forment-ils, que quelques-uns d'entre eux apparaissent d'emblée plus larges que les voisins, et offrent des tendances à la lobation. Ainsi la cavité de la fig. 35, empruntée



Figures 35, 36, 37. — Cavités sécrétantes en formation, bilobées dès l'origine. — Les lobes plus marqués intérieurement qu'extérieurement, grâce à la saillie d'un groupe de centro-acineuses souvent en caryocinèse (37), qui les sépare. Embryons ε, η et θ. — (Zeiss, Oc. 4. Obj. imm. h. 1,40, camera.)

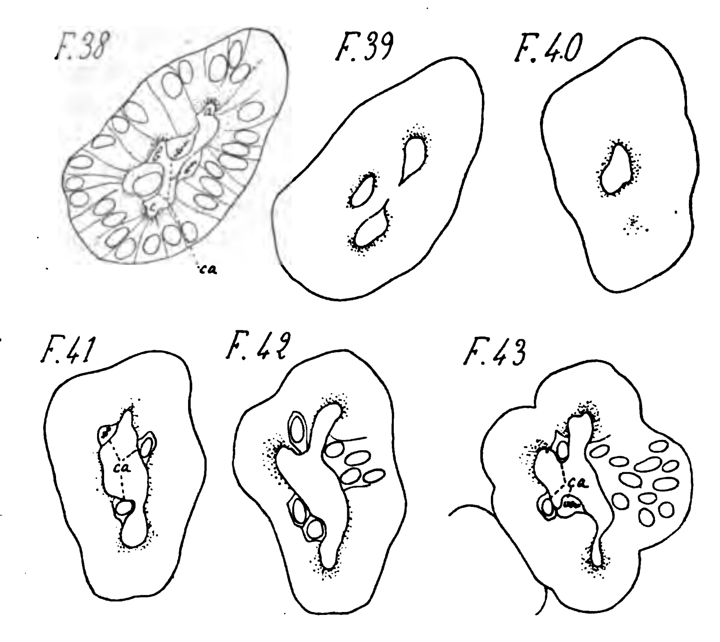
à ε, est plus large que celles représentées plus haut; extérieurement un léger sillon existe déjà au point *a*, et tend à marquer à la surface deux mamelons inégaux; à l'intérieur, la lumière est nettement double. Sur 37, elle l'est encore d'une façon plus accusée, bien que la lobation soit à peine marquée extérieurement (θ). Sur 36 (η), coupé un peu obliquement, les 2 mamelons sont plus saillants, la lumière de l'un a recommencé à se diviser. Remarquons que toujours la lobation est plus marquée intérieurement qu'extérieurement, et que cela est dû à ce fait, qu'avant tout, les centro-acineuses primitives, encore seules présentes et

1. Mais sans que l'ensemble de ces tubes cesse de former une seule et même cavité sécrétante, se déversant par un seul émissaire, par un seul canal intercalaire.

réduites généralement à 1 ou 2 éléments, proéminent dans la lumière en face du point où se formera le sillon superficiel. Remarquons encore, sur la cavité 37, que la centro-acineuse unique vient de se diviser en deux cellules filles dont les noyaux sont au stade de reconstitution, et que l'axe de la cinèse, perpendiculaire à la surface, tend à produire une colonne de centro-acineuses s'enfonçant dans la lumière à la manière d'une stalactite. Toutes ces images sont assez fréquentes, et partout les caryocinèses portent principalement sur les centro-acineuses. Lorsqu'il n'y a qu'une de ces dernières, l'axe de division est généralement dirigé comme précédemment; lorsqu'il y en a un amas, la direction est variable, et ainsi tend à se constituer non plus une colonne, mais un véritable coin saillant. Il semble donc dès maintenant probable que les centro-acineuses jouent un rôle important dans la lobation, et que partout où, dans un cul-de-sac en formation, nous en trouvons 1 ou 2 à distance, bordant la lumière, elles jalonnent les limites de lobes futurs. Autrefois déjà nous avons vu, dans la division des vésicules terminales primitives (qui représentaient au demeurant une première tentative avortée de formation d'acini terminaux), des stalactites analogues à celles-ci se former et préluder à la division. Des cellules développées à la face interne y jouaient le rôle principal : mais les éléments n'étaient pas encore différenciés en cellules sécrétantes et cellules centro-acineuses.

Sur ϵ, ζ, η, les acini sont petits, et nous n'assistons encore qu'au commencement du phénomène. Il faut aller plus loin pour le voir se généraliser, et prendre une importance plus considérable en s'appliquant à des cavités sécrétantes plus volumineuses. Nous trouverons ces cavités nombreuses au-delà du stade o (16 1/2 cent.), précédemment décrit comme caractérisé par la présence d'une majorité d'acini à peu près sphériques de 35 à 55 μ de diamètre en moyenne. Mais à tout âge depuis le stade θ (82 mm.), on aperçoit de place en place, très rares d'abord, puis plus abondants (κ et suivants), des acini terminaux s'écartant du type normal, en ce sens qu'ils sont beaucoup plus volumineux (jusqu'à 80 et 90 μ de diamètre) et moins réguliers, souvent allongés, aplatis, rappelant par leur forme les vésicules terminales primitives, et en voie de lobation. Nous avons tout intérêt à voir comment se lobent ceux-ci, car ils sont aussi simples que les acini nouveaux du même âge, les

centro-acinieuses secondaires commençant à peine à y pénétrer, et le processus est plus facile à comprendre. Ainsi, fig. 38 est la coupe transversale du fond d'un utricule sécréteur de ce genre, le premier que j'aie observé. Bien que rien ou presque rien n'indique extérieurement la lobation, nous voyons pourtant 3 lobes ou culs-de-sac s'y dessiner. En effet, les granules de zymogène, présents dans toutes les cellules principales, sont particulièrement nom-



Figures 38 à 43. — Cavités sécrétantes jeunes en train de se trilober. — (Zeiss, Oc. 4, Obj. imm. h. apoch. 2,0 mm., Ap. 1.40, camera.)

Fig. 38 et 39. — Deux coupes transversales successives du fond d'un grand acinus de l'embryon θ, montrant 3 lobes ou culs-de-sac en formation, *a*, *b*, *c*, séparés par 3 groupes de centro-acineuses, *c a*.

Fig. 40 à 43. — Quatre coupes transversales successives à travers un acinus semblable de x (90 mm.), montrant que les centro-acineuses primitives sont groupées en 3 crêtes, saillantes dans la cavité. En la bridant, elles paraissent y déterminer la formation de 3 lobes intermédiaires. — L'amas de cellules de droite représente le commencement de la portion non différenciée du tube pancréatique primitif, coupé obliquement, et en continuité avec les centro-acineuses.

breux en trois points *a*, *b*, *c*, où existe un léger enfoncement, et qui marque le centre de ces lobes. Trois centro-acineuses (*ca*) dont deux sont en caryocinèse (plaque équatoriale perpendiculaire à la paroi ou à peu près) en marquent les limites. Enfin, dans la coupe suivante, qui rencontrait l'extrême fond de la cavité, elles se sont

rejointes, et la lumière est divisée en trois de la façon que montre la figure 39. Mais ces centro-acineuses n'étaient pas isolées ; on en retrouvait aux mêmes points à peu près sur les figures suivantes ; elles formaient donc l'origine non de trois stalactiques coniques comme le feraient croire ces coupes, mais de 3 véritables crêtes saillantes allongées, divergeant du fond de l'acinus. C'est ce que montrera encore mieux la série des coupes transversales des fig. 40 à 43, où l'on retrouve de coupe en coupe trois centro-acineuses aux mêmes points de la cavité, représentant trois côtes méridiennes saillantes qui ne s'étendaient pas ici jusqu'au fond (40), mais étaient venues d'autre part se souder aux centro-acineuses secondaires encore arrêtées dans leur pénétration au col de l'acinus (non figuré). Dans le cas précédent, les trois côtes, développées du fond vers le col, tendaient, en se soudant de plus en plus loin par leur arête libre, à diviser dans la même direction la cavité en trois. Dans ce dernier les trois côtes, plus développées vers la partie médiane, semblent avoir en outre agi mécaniquement sur la cavité en la bridant, en arrêtant le développement sur trois lignes méridiennes, tandis qu'entre ces trois lignes, la prolifération des cellules à grains, où l'on trouve aussi des caryocinèses moins abondantes, va faire saillir et bomber de plus en plus trois lobes. La présence de ces lobes déjà nettement indiqués vers la partie médiane et le col de l'acinus où existent les crêtes saillantes centro-acineuses (42, 43), leur absence au fond encore indivis (40), coïncidant avec l'absence des mêmes cellules, nous conduisent de plus en plus à admettre le rôle capital de ces dernières dans la lobation. Car ce n'est pas là une image exceptionnelle, mais très fréquente au contraire dans les cavités de ce genre. Ajoutons que les côtes centro-acineuses ne se développent pas forcément suivant les lignes méridiennes, mais un peu en tous sens, de sorte que les cavités lobées qui en résultent forment souvent de larges masses creuses, mamelonnées, très irrégulières, à l'extrémité des canaux excréteurs. L'absence des centro-acineuses secondaires dans la 1re cavité examinée, leur présence au col seulement dans la seconde, montrent en outre que jusqu'ici ce sont les centro-acineuses primitives seules qui agissent dans la lobation. La présence de caryocinèses rapprochées de la surface dans quelques cellules à grains, nous conduit à penser qu'il continue à se faire, et peut-être assez longtemps encore, une différenciation sur place de centro-acineuses primitives aux

dépens d'éléments sécréteurs encore peu avancés dans leur évolution [1].

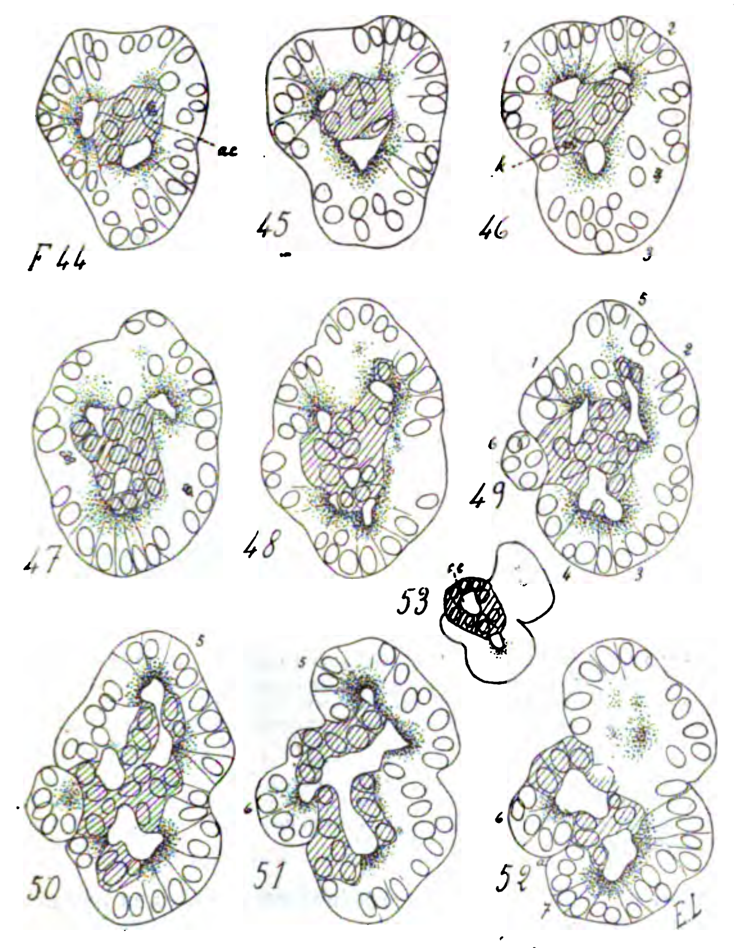
Quittons maintenant ces formes dont l'étude était indispensable pour bien comprendre ce qui va suivre, mais qui ne sont en somme que des formes de transition, pour arriver à un stade plus avancé où les grandes cavités lobées sont nombreuses, seront bientôt même en majorité. Les centro-acineuses secondaires y ont pénétré au loin et se sont intimement confondues avec les primitives [2].

Division des cavités sécrétantes. — C'est sur o (16 c. 1/2) et sur μ, qui bien que plus petit (11 c.) était à peu près aussi avancé dans son développement, que j'ai trouvé d'abord ces grandes cavités lobées, et que j'ai pu assister en outre d'une façon certaine à leur division. Les figures 44 à 53 et 54 à 56 montrent une série de coupes, les premières transversales, les secondes longitudinales, de deux cavités de ce genre, choisies comme types, et mesurant, la première 95 μ dans son plus grand diamètre, la seconde 80 μ. Remarquons d'abord la façon dont se comportent les centro-acineuses. Elles ont tellement proliféré (et elles prolifèrent encore), qu'elles sont venues se rencontrer au centre de la cavité en une sorte d'énorme masse pleine, faisant presque complètement disparaître la lumière, et ne laissant plus que de petits trajets de place en place sur les bords, au niveau du centre de chacun des lobes (1, 2, 3, 4, 5, 6, 7). En suivant la série, on voit ces trajets pénétrer peu à peu dans la masse, converger vers son centre pour former la lumière de l'émissaire, qui se dégage enfin en *c e* (fig. 53). Sept lobes au moins sont ainsi indiqués, dont les premiers seuls, au point de pénétration du canal, se détachent nettement à l'extérieur;

1. Rappelons en effet que nous sommes à une époque où les grains de zymogène sont encore très peu abondants dans les cellules. Rappelons en outre que, dans les grandes cavités, presque toutes les cellules principales en possèdent déjà plus ou moins, mais qu'ils sont groupés surtout autour des points où se creusent les cavités des nouveaux lobes (f. 38 à 43), et que dans les espaces intermédiaires ils sont très peu abondants, manquent même par places. On s'étonnera moins que parmi ces cellules, encore presque indifférentes, de nouvelles centro-acineuses puissent se différencier, et peut-être même parmi les cellules nettement sécrétantes à certains stades de leur évolution. Dans les caryocinèses portant sur les cellules principales, les grains ne paraissent pas gêner la division, ils s'écartent les uns des autres, et se répandent à peu près uniformément dans toute l'étendue de l'élément, sauf vers le centre, au niveau du fuseau.

2. Le tube intra-acineux plus ou moins ajouré et incomplet, que forment les centro-acineuses chez l'adulte, s'est donc développé en deux segments, l'un s'est formé sur place, l'autre a pénétré du dehors, et est peu à peu venu se raccorder au premier. A partir de ce moment, les éléments qui entrent dans leur constitution ne sauraient se distinguer et ont une destinée commune.

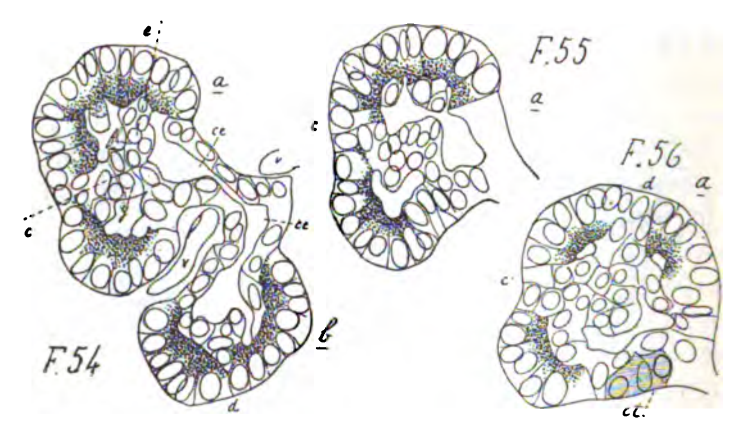
ceux du fond étant à peine ébauchés. Il est bien évident que nous avons affaire ici à une seule cavité sécrétante en train de se lober,



Figures 44 à 53. — Dix coupes transversales successives à travers une cavité sécrétante plurilobée de l'embryon μ (110 mm.). — Les deux premières coupes précédant 44, et qui étaient tangentielles, ont été laissées de côté. Cavité plus ou moins nettement divisée en 7 lobes, ceux du fond à peine ébauchés, 1, 2, 3, ceux du col mieux marqués, 5, 6, 7; l'un d'eux, 6, est sur le point de former une petite cavité sécrétante indépendante. Les centro-acineuses, très multipliées, forment une masse centrale, découpée par des trajets irréguliers. Ils convergent l'un vers l'autre pour constituer un canal excréteur qui se dégage obliquement en *c e*, fig. 53, de la cavité sécrétante. On le retrouvait complètement isolé sur les coupes suivantes, l'acinus ayant disparu. — Les cellules centro-acineuses, *a c*, et les cellules du canal qui les continuent, *c e*, ont été couvertes de hachures afin de ressortir plus vivement. *k*, caryocinèse. — (Zeiss. Oc. 4. Même objectif apochrom. camera.) La dernière coupe (53) a été dessinée exceptionnellement à un plus faible grossissement pour trouver place entre les autres.

puisqu'il existe tout autour une rangée continue de cellules à

zymogène (bien marquée surtout sur 48 et 51). Pourtant, en certains points déjà (en *a*, fig. 52), je ferai remarquer que les sillons de division s'étendent jusqu'aux centro-acineuses, qui viennent ainsi affleurer à l'extérieur. En ces points, la coque de cellules principales est rompue, et il semble qu'une division se prépare : le cul-de-sac 6 est presque isolé de la masse, de façon à constituer une nouvelle petite cavité sécrétante indépendante. L'une des deux cavités (*a*) représentées fig. 54, est dans les mêmes conditions à peu près.



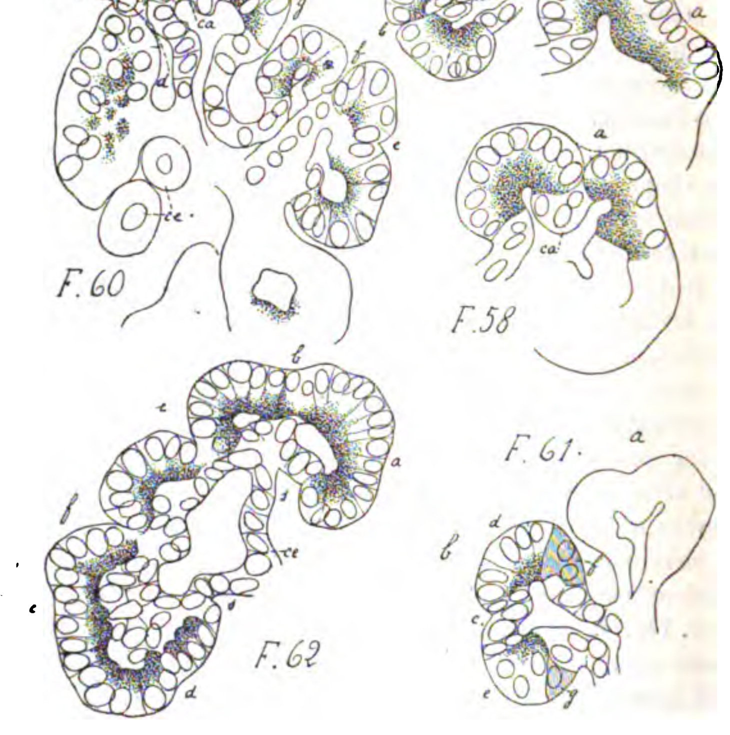
Figures 54 à 56. — Trois coupes axiales successives à travers une cavité analogue à celle du groupe de figures précédent, appartenant à l'embryon o (165 mm.). — (Zeiss, Oc. 4, même objectif, camera.) — Sur la fig. 54, 2 cavités sécrétantes voisines, *a* et *b*, vraisemblablement nées par division d'une seule; leurs canaux émissaires *c e*, coupés suivant l'axe au point de pénétration, se réunissent bientôt; — *f*, *g*, 2 groupes de centro-acineuses; *c*, point où elles touchent à la surface, et où apparaît un sillon séparant 2 lobes, et bientôt sans doute 2 cavités filles nouvelles. En *e*, seconde division indiquée, moins avancée. *Id.* en *d* pour la cavité *b*; — *v*, vaisseau capillaire. — Les fig. 55 et 56 représentent deux coupes sériées de la cavité *a*, à la suite de 54; les lobes y sont plus marqués encore. — *c t*, cellules troubles.

Là aussi nous voyons les centro-acineuses groupées en une masse centrale volumineuse, irrégulièrement déchiquetée par des trajets un peu plus larges, conduisant à trois culs-de-sac principaux en voie de formation. Là aussi nous apercevons en certains points, non pas des sillons profonds, mais des groupes de centro-acineuses, ou tout au moins de cellules sans grains, qui se rapprochent de la périphérie en *e*, y atteignent ailleurs (*c*), sans qu'on puisse dire s'il s'agit d'une pénétration en coin des centro-acineuses existantes, ou d'une différenciation sur place de nouvelles qui s'ajoutent aux premières. Supposons que deux sillons se forment en *c* et *e*, que les éléments de la double file de centro-acineuses existant

au-dessous de ces points s'écartent sur le trajet ponctué, que le méat ainsi formé rejoigne ce sillon, et nous aurons trois cavités sécrétantes filles, nées de la première ; les groupes de centro-acineuses *f*, *g*, formeront la paroi des nouveaux canaux. Nous nous en étonnerons d'autant moins que nous connaissons maintenant l'origine de ces éléments : ce sont, en partie au moins, les cellules mêmes de l'extrémité des canaux ayant pénétré par invagination dans l'acinus.

La division, que nous ne voyons pas dans cet exemple, n'est pas une simple hypothèse, car à chaque instant, dans les coupes, on l'a sous les yeux, accomplie, ou en train de s'accomplir. La fig. 50 elle-même la montre dans son complet achèvement (car il ressort de la disposition générale du lobule auquel elle est empruntée, que les deux cavités *a* et *b*, presque tangentes, n'en ont vraisemblablement fait autrefois qu'une seule). Les figures suivantes nous en représentent les différents stades. Ainsi, fig. 57 par exemple, en mettant au point sur la face inférieure de la coupe, nous voyons autour de la cavité une coque de cellules à grains continue, *c p*, bien nette en *a* notamment. En tournant doucement la vis, nous arrivons à l'image suivante (58), à la face supérieure de la coupe, où nous apercevons un sillon pénétrant jusqu'à un groupe de centro-acineuses. Fig. 59, en *b*, ce sillon a entamé un groupe analogue. Fig. 60, en *c d*, d'une part le sillon est marqué à la surface, d'autre part le groupe centro-acineux est divisé en deux par un large méat ; mais les deux cavités sécrétantes de nouvelle formation sont encore soudées l'une à l'autre au niveau des cellules à grains. Sur cette même coupe, on a évidemment en *e*, *f*, *g*, plusieurs étapes successives du même phénomène. Enfin, la comparaison des deux petits lobules des figures 70 et 71 est des plus instructives à cet égard. Sur l'embryon où elles ont été prises (κ, 170 mm.), comme sur le précédent déjà et sur μ, le pancréas est constitué par une foule de petits lobules, nettement séparés par un tissu conjonctif encore abondant. Bon nombre de ces lobules sont formés par une seule grosse cavité sécrétante en train de se lober; les autres par un nombre variable d'acini (de 5 à 12 en moyenne sur une coupe médiane), tous simples, ou bien les uns simples, les autres déjà bi- ou trilobés (fig. 60). Ces acini sont tous groupés au pourtour du lobule, serrés les uns contre les autres, à la manière des fruits dans le corymbe très bombé, ou grappe

corymbiforme des botanistes. Au centre du lobule pénètre un



Figures 57 à 62. — *Cavités sécrétantes en voie de division.* — (Zeiss, Oc. 4, même objectif, camera.)

Fig. 57 et 58. — Représentent la même coupe, un peu épaisse $\left(\frac{1}{100^e}\right)$, dessinée au niveau des deux surfaces de section inférieure et supérieure. Dans l'une, 57, la paroi de la cavité est formée de cellules sécrétantes et continue, dans l'autre un sillon de division se montre, relié à des centro-acineuses ; le trait pointillé indique le contour tel qu'il était au même point *a*, sur l'autre face. — Embryon π (170 mm.).

Fig. 59. — Un acinus bilobé, où le sillon de division *b* pénètre jusque dans le groupe de centro-acineuses. Il suffirait d'en écarter les lèvres pour obtenir deux acini nouveaux, avec chacun un court émissaire. Embryon o (165 mm.).

Fig. 60. — La moitié d'un petit lobule de l'embryon μ (110 mm.), provenant de la division d'une cavité sécrétante primitivement unique. En *c d*, deux des cavités filles sont encore soudées en un point de leur pourtour. La troisième est en train de se lober en *e* et de se diviser à son tour en *f*.

Fig. 61. — Deux petites cavités sécrétantes, dont l'une, *b*, semble née récemment d'un îlot plein (restes en *f g*) et se divise en *c*, tout en se reconstituant. Embryon o.

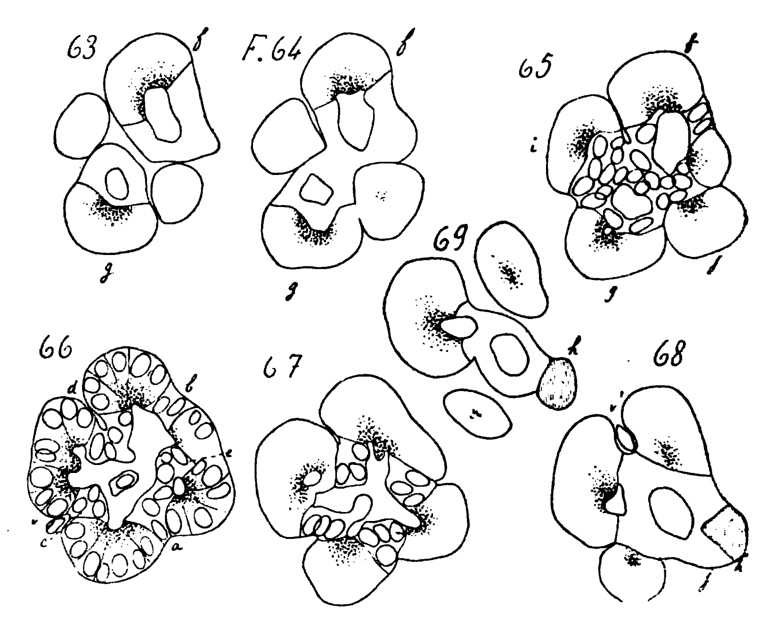
Fig. 62. — Une grande cavité réniforme (embryon π), se lobant en *a*, *b*, *c*, *d*, se divisant en *e*, *f*, — *s*, le sinus où pénètre le canal *c e*, obliquement coupé à son entrée, et continu avec une énorme masse de centro-acineuses, dont on ne voit guère ici que les noyaux. Cette masse est creusée de trajets irréguliers.

canal qui se ramifie, et dont les branches aboutissent chacune à

l'un de ces utricules terminaux. Or, les deux coupes représentées fig. 70 et 71, rencontraient un assez large canal collecteur extra-lobulaire, C E, coupé transversalement. De ce canal, perpendiculairement ou à peu près, on voyait partir, de place en place, en suivant la série des coupes, une série de branches intralobulaires, aboutissant chacune à l'un des petits lobules groupés autour de ce collecteur principal. Parmi ces lobules, à peu près d'égales dimensions, les uns (70) étaient formés par un groupe de cavités simples, isolées ou encore adhérentes, les autres (71) par une seule grande cavité seulement lobée, ou en voie de division.

Je finirai par une série de coupes transversales d'une cavité plus avancée dans sa division, qui nous montrera quelques variations dans le processus (fig. 63 à 69). Ici, en *d* (67, 66, 65), on assiste à la formation d'un sillon analogue à ceux que nous connaissons déjà. Mais en d'autres points, en *b* par exemple (65 et 66), et même en *c* (67), les deux culs-de-sac voisins en voie de différenciation sont séparés par une file d'éléments prismatiques élevés, dépourvus de grains, et qui ne peuvent être considérés ni comme des cellules principales, ni même comme des centro-acineuses, mais rapprochées des cellules indifférentes du tube primitif. Il faudra, pour que les deux culs-de-sac se séparent complètement et fassent deux cavités distinctes, que l'arc formé par cette file s'incurve de plus en plus vers l'intérieur. La figure 61 nous montre encore un exemple de cette variation en *c*, et nous permet peut-être en même temps de l'expliquer. Nous verrons bientôt que les acini se transforment directement en îlots pleins, et ceux-ci de nouveau en acini. Les amas de cellules troubles *f* et *g* nous autorisent à penser que la cavité *b* (fig. 61) est en train de se reformer ainsi aux dépens d'un îlot plein. Or, au moment de cette reconstitution, les éléments troubles constituants passent par un stade où ils se montrent quelque peu indifférents. Ils ne se chargent de grains qu'en quelques points du pourtour de l'îlot, destinés à former autant de cavités sécrétantes nouvelles, bientôt séparées; et ce sont vraisemblablement les points intermédiaires que nous avons sous les yeux en *c* fig. 61 et en *b* fig. 66 : ils se transformeraient directement en parois de canaux. Pour voir par la pensée naître ces canaux, il nous suffit de supposer que les lobes *d* et *c* fig. 61, se développant, fassent une saillie de plus en plus considérable (nous y sommes autorisés par la présence de cinèses dans les cellules principales),

et que les éléments du point *c* rattachés aux centro-acineuses et bridés par elles, restent au contraire au fond du sillon, de plus en plus profond. Nous conclurons de ces observations que le passage par la forme îlot plein, sans être nécessaire à la division des acini, la facilite souvent considérablement, et cela d'autant plus que sous cette forme, le groupe de cellules pancréatiques a continué à proliférer et à s'accroître. Un îlot dû à la transformation d'une cavité



Figures 63 à 69. — Sept coupes transversales à travers une cavité sécrétante de l'embryon O. — Les premières coupes, tangentielles, n'ont pas été représentées. Tout au fond (63, 64), la cavité ou acinus paraît complètement divisée en 4 acini nouveaux, dont deux *f*, *g*, presque indépendants. Vers le col au contraire, ils sont encore étroitement unis (66, 67) avec une cavité commune unique qui, plus loin, devient un canal, *c e*. — Sur la fig. 69, ce canal est presque complètement dégagé. L'un des acini, *j*, contient en *h* un groupe de cellules troubles. — *v*, *v'*, vaisseaux. — (Zeiss, Oc. 4, Obj. apoch. imm. homog. 2,0 mm. Ap. 1,40, camera.)

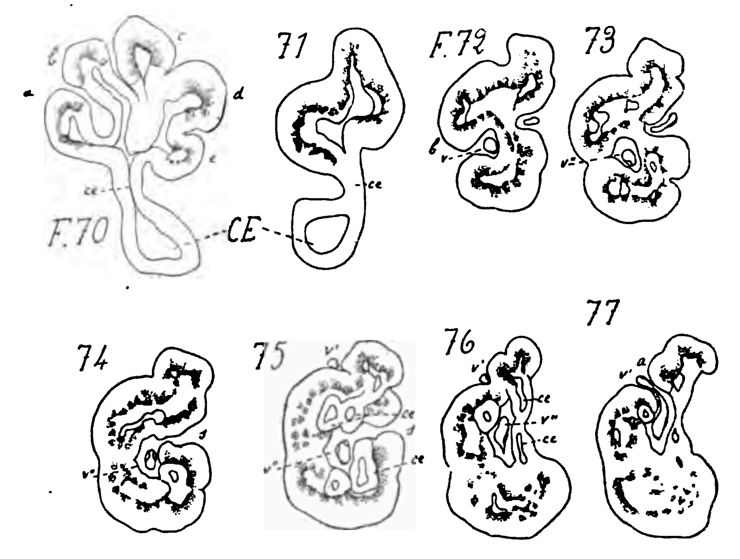
simple pourra quelquefois donner au moment de la reconstitution tout un petit lobule.

Nous venons d'assister à la lobation, puis à la division des cavités sécrétantes. Les exemples donnés, et que je pourrais multiplier, seront, je crois, des témoignages suffisants en faveur de la réalité de cette lobation, de cette division, et du rôle prépondérant qu'y jouent les cellules centro-acineuses. Ceci nous permet de comprendre que dans les glandes salivaires, et particulièrement dans

celles à mucus, où l'on ne trouve pas d'éléments analogues aussi développés, l'accroissement de la glande se fasse par un autre procédé. J'ai pensé que ce mode d'accroissement, non admis jusqu'ici, méritait de nous arrêter un peu longuement.

Nous en avons à peu près fini avec les cavités sécrétantes, car il serait trop long, et un peu en dehors de notre sujet, de les suivre ici dans tous leurs changements de forme jusque chez l'adulte. Nous dirons simplement que, sur le fœtus, à partir de la taille de 20 centimètres, cette forme se complique peu à peu. Les acini simples arrondis vont diminuant de nombre. Les grandes cavités deviennent plus nombreuses, et augmentent encore de volume. J'en trouve fréquemment (de π à ψ) qui mesurent de 100 à 150 μ, soit un dixième, et un dixième et demi de millimètre. Les figures 62, et 72 à 77 en donneront une idée. Ces cavités continuent à se lober et à se diviser, et, lorsqu'elles le font, elles donnent souvent, sur les fœtus de 30 centimètres et au-dessus, non plus des acini simples arrondis, mais des cavités plus complexes, souvent réniformes, avec émissaire entrant perpendiculairement au niveau du hile, et se divisant en T, en deux files de centro-acineuses. Ces formes se rapprochent de celles que nous trouverons chez l'adulte. Souvent, au lieu de deux lobes, formés par les deux extrémités du rein, elles en ont un plus grand nombre. Dans les grandes cavités mères qui ont très souvent aussi, comme nous l'avons déjà vu, la forme d'un rein, mais d'un rein large et épais de fœtus, très mamelonné à la surface (62, 74, 75), si le canal se comportait comme précédemment, nous aurions au milieu une énorme poche plus ou moins remplie de centro-acineuses. Cet état existe bien encore, mais il n'est plus que transitoire. A mesure qu'un acinus, d'abord simple ou relativement simple, augmente de volume, on voit peu à peu maintenant, son hile se déprimer en une sorte de sinus, tout à fait comparable au sinus du rein, souvent plus profond encore (*s*, *s*, fig. 62). Dans ce sinus, à mesure qu'il s'approfondit, s'invagine de plus en plus le canal excréteur, et des vaisseaux capillaires l'accompagnent. Pendant ce temps la coque de cellules principales, représentant la substance corticale de notre rein, bombe de plus en plus, et les bosselures bourgeonnent en lobes secondaires et tertiaires. Quand la masse, devenue considérable, commence à se diviser, et en quelques points de sa surface, les sillons à s'approfondir de façon à former de chaque lobe une cavité indépendante,

il se produit, sur les fœtus âgés, un phénomène nouveau. Dès que le fond d'un sillon est venu en un point s'ouvrir dans le sinus, le faisant communiquer avec l'extérieur par une sorte de tunnel, on voit souvent un capillaire, qui s'était enfoncé à mesure que s'ap-



Figures 70 à 77. — Grandes cavités sécrétantes de l'embryon π (170 mm.), dessinées à un faible grossissement : Verick, Oc. 1, Obj. 4 ancien [1].

Fig. 70 et 71. — Coupe de 2 lobules, venant successivement s'ouvrir par leur canal excréteur *c e* dans un large collecteur commun *C E*, transversalement sectionné. Sur la fig. 71, le lobule est constitué par une seule grande cavité sécrétante lobée, et qui sur les coupes suivantes présentait des traces de division; — sur la fig. 70, le lobule est formé par la réunion de cinq cavités petites, *a*, *b*, *c*, *d*, *e*, mais provenant assez visiblement d'une cavité primitivement unique, et encore incomplètement séparées en *d* et *e*, tandis que *b* et *a* ont déjà de longs émissaires.

Fig. 72 à 77. — Six coupes sériées intéressant une même grande cavité sécrétante. Les deux coupes, précédant 72, la rencontraient tangentiellement et montraient en *b* le même sillon contenant le même vaisseau, mais beaucoup moins profond. Entre 75 et 76, trois coupes ont été négligées. La cavité est en forme de rein fœtal, mamelonnée, excavée. Dans son sinus pénétraient plus loin, sur des coupes non représentées, plusieurs vaisseaux capillaires. Nous retrouvons l'un d'eux au centre en *v''* (fig. 76). Il communique en *a* et en *b* avec deux vaisseaux extérieurs, *v*, et *v'*, à travers deux tunnels, creusés entre deux lobes en train de s'écarter pour devenir des cavités indépendantes.

profondissait le sillon, venir communiquer par ce tunnel avec les capillaires centraux. Il en résulte un aspect singulier dont on se

1. Pour permettre de comparer entre elles d'un coup d'œil les cavités sécrétantes et autres formations aux différents stades de leur évolution, et se rendre compte de leurs diamètres respectifs, on n'a employé dans tous les dessins du texte, sauf rares exceptions, que deux grossissements, l'un faible (Verick, Oc. 1, Obj. 4 ancien), l'autre fort (Zeiss, Oc. 4, Obj. apochr. immers. hom. 2.0 mm. Apert. 1,40). On se rendra bien compte des différences de taille en comparant ainsi les cavités sécrétantes des figures 28 et 62 par exemple, ou des figures 30 et 72 à 77, dessinées à la même échelle à la chambre claire, puis réduites toutes d'un tiers par le mode de reproduction employé.

rend parfaitement compte en parcourant une série de coupes de la même cavité. De place en place, on voit en effet un vaisseau perforer la coque de ce qui paraît être une cavité sécrétante unique. Enfin à mesure que s'approfondit le sinus, et que se lobe la cavité, les trajets creusés à travers le groupe de centro-acineuses se régularisent, s'ordonnent en canaux faisant suite à l'émissaire entré par le hile. De la sorte, on se trouve souvent en présence de cet autre fait, en apparence paradoxal. Dans la cavité d'un acinus lobé, mais encore unique à ne considérer que sa surface externe, dans son sinus en réalité, pénètre non un seul canal indivis, mais un canal bientôt ramifié en un bouquet de canaux secondaires. Les figures 62, et 72 à 77 montreront quelques-uns de ces faits. La première est la coupe longitudinale d'un grand acinus démesurément accru et subissant des lobations répétées. Le hile s'approfondit, et le sinus *s* commence à se former. Les centro-acineuses forment encore une masse unique creusée de trajets irréguliers. Le second groupe (72 à 77) montre au contraire quelques coupes d'un acinus à peu près semblable arrivé au terme de son évolution. Le bombement est très prononcé, le sinus très profond contient un canal déjà ramifié dont on ne voit ici que quelques segments *ce*, *ce*, et des vaisseaux également ramifiés *v*, *v'*, *v''*. En deux points, *a* et *b*, la division de la cavité sécrétante en cavités filles a commencé, mais les lobes sont encore soudés sur la plus grande partie de leur pourtour. Au point où la soudure a déjà été rompue, existent deux sortes de tunnels, par où les vaisseaux *v*, *v'*, pénètrent pour s'anastomoser avec ceux du sinus. On retrouve des images analogues jusque sur le fœtus presque à terme (ψ, 43 cent. 1/2). Les cavités sécrétantes continuent donc à se diviser sans relâche, et le processus de la division ne subit que les variations nécessitées par leur accroissement en volume.

En résumé nous avons vu dans ce chapitre *les cavités sécrétantes apparaître, quelques-unes contenant déjà des traces de zymogène, chez l'embryon de 65 millimètres. Elles se sont différenciées en de nombreux points de la paroi des tubes pancréatiques primitifs, soit par modification directe de cette paroi, soit aux dépens de bourgeons formés par elle. Dès l'origine, les cellules s'y sont distribuées en deux assises, l'interne réduite à un ou deux éléments, constituant les cellules centro-acineuses primitives, l'externe formée d'une rangée*

d'éléments pyramidaux au sommet desquels s'élaborent les grains de zymogène : ce sont les cellules principales ou sécrétantes. Ces cavités, d'abord simples calottes à peu près hémisphériques, ont peu à peu grossi, bombé, formé des acini presque sphériques. Le reste des tubes pancréatiques primitifs est devenu l'arbre des canaux excréteurs. L'extrémité de ces canaux s'est peu à peu invaginé, presque jusqu'au fond des cavités sécrétantes, pour constituer les centro-acineuses secondaires, qui se sont confondues avec les centro-acineuses primitives. Puis, les cavités ont encore augmenté de volume, et se sont mises à se lober. Plusieurs fois de suite chacune d'elles s'est divisée en un groupe de cavités filles pourvues chacune d'un émissaire. Les centro-acineuses ont été les agents principaux de la lobation et de la division. Ce n'est pas par le développement de nouveaux bourgeons sur les canaux excréteurs que se fait l'accroissement du pancréas à partir du moment où il est différencié en cavités sécrétantes et canaux excréteurs, mais par cette division des cavités, et aussi, dans une plus faible mesure, par leur augmentation de volume.

(*A suivre.*)

DE L'INNERVATION DU DIAPHRAGME

PAR LES NERFS INTERCOSTAUX

Par M. CAVALIÉ

Aide d'anatomie à la Faculté de médecine de Toulouse.

L'innervation du diaphragme est, comme on le sait, assurée par le nerf phrénique, issu de la quatrième paire cervicale. Chez les grands mammifères, dont le diaphragme est épais, on distingue des branches terminales sous-pleurales et d'autres sous-péritonéales; elles s'étendent à toute la surface du muscle, y compris le centre phrénique, et s'anastomosent entre elles d'un côté à l'autre, c'est-à-dire du phrénique droit au phrénique gauche.

Mais est-ce là l'unique source de motricité du diaphragme, et ses faisceaux costaux, entre-croisés avec ceux du muscle transverse qui reçoivent leurs filets moteurs des nerfs intercostaux, n'empruntent-ils rien à ces derniers nerfs?

Luschka le premier, dans un mémoire que nous n'avons pu nous procurer (*Der Nervus phrenicus des Menschen*, 1853), a signalé cette innervation accessoire. Voici du reste comment il s'exprime dans son *Anatomie des Menschen*, tome I, 1862 : « NERFS INTERCOSTAUX ABDOMINAUX. — Les branches antérieures des six derniers nerfs intercostaux sont en rapport principalement avec la paroi abdominale et abandonnent à ses muscles ainsi qu'à son revêtement cutané la plupart de leurs filets nerveux. Aussi longtemps que ces nerfs suivent le trajet de l'espace intercostal, ils présentent exactement les mêmes rapports que les nerfs intercostaux thoraciques. Arrivés derrière le cartilage de la huitième à la douzième côte, ils quittent

cet espace, pour se diriger en dedans entre le muscle transverse et le petit oblique. Pendant leur trajet le long des six dernières côtes, ces nerfs ne fournissent pas seulement aux nerfs intercostaux, mais encore, comme je l'ai depuis longtemps reconnu, à la partie costale du diaphragme.

« Ces *nerfs phréniques intercostaux*, qui pénètrent dans les digitations costales du diaphragme, en compagnie de fines branches vasculaires issues soit de l'artère musculo-phrénique (branche de la mammaire interne), soit des intercostales inférieures, ont le plus souvent une telle finesse qu'ils sont ordinairement composés de quelques tubes nerveux primitifs. Cependant, dans certains cas, la quantité de tubes nerveux émanés de cette source peut atteindre plusieurs centaines. »

Un peu plus haut, le même auteur dit :

« Le diaphragme ne reçoit pas seulement son innervation des nerfs phréniques, mais aussi en petit nombre des cinq derniers nerfs intercostaux.

« Pour l'interprétation exacte des paralysies du diaphragme que peuvent provoquer des causes multiples, il est évidemment important de se souvenir que ce muscle a plusieurs sources d'innervation et que, par suite, il est plus que d'autres protégé contre une paralysie complète. Sa grande richesse nerveuse lui donne une excitabilité considérable qui, dans les blessures et les inflammations, produit des contractions spasmodiques réflexes dans d'autres muscles de l'économie. »

Ces observations de Luschka semblent avoir passé complètement inaperçues; elles ne sont mentionnées dans aucun de nos classiques, si ce n'est dans une courte note de l'*Anatomie* de Beaunis et Bouchard.

En anatomie comparée, nous n'avons rien trouvé non plus, ni dans l'*Anatomie des animaux domestiques*, de Chauveau et Arloing (1890), ni dans l'*Anatomie du lapin*, de Krause, ni dans l'*Anatomie du chien*, d'Ellenberger.

Une brève mention de nerfs phréniques intercostaux se rencontre dans un travail de Pansini (*Du Plexus et des ganglions propres au diaphragme*, in *Arch. ital. de biologie*, 1888). Il s'agit du lapin.

« La deuxième et la troisième branches terminales du phrénique se rendent à la portion latérale du diaphragme et, *avec les branches*

qu'envoient au diaphragme les trois derniers nerfs intercostaux, forment un plexus très compliqué, plexus moyen, auquel prennent part de petits filets envoyés à la partie antérieure par la quatrième branche (du phrénique) qui, venant à son tour se distribuer aux fibres de la portion lombo-vertébrale, y forme avec les dernières branches un autre plexus, le plexus postérieur. »

Plus loin, dans les conclusions du mémoire, nous lisons :

« 1° Le tronc du nerf phrénique, ainsi que celui de nombreux faisceaux nerveux, n'est pas constitué par des fibres nerveuses courant parallèlement les unes aux autres, mais de petits faisceaux qui s'enchevêtrent entre eux d'une manière plus ou moins compliquée.

« 2° Le nerf phrénique forme, au niveau du diaphragme, un plexus très compliqué, *auquel prennent part aussi les branches provenant des trois derniers nerfs intercostaux;* ce plexus peut être divisé en un plexus antérieur, un latéral et un postérieur.

« 3° Dans ce plexus, et tout à fait à la partie postérieure, il existe des ganglions propres ou intrinsèques, dont la présence, coordonnée avec les faits cliniques et expérimentaux, explique une certaine indépendance fonctionnelle qu'on peut observer parfois dans le mécanisme de ce muscle fondamental de la respiration. »

M. le professeur Charpy, qui avait signalé ces faits dans son cours, nous a engagé à exécuter quelques recherches dans son laboratoire de façon à contrôler les assertions de Luschka. Ce sont ces recherches que nous publions.

J'ai disséqué 6 diaphragmes d'adultes, ce qui fait douze côtés; car il est bon de remarquer que les moitiés droite et gauche n'ont pas une innervation rigoureusement symétrique. Ce nombre est un peu restreint; mais ces dissections sont très longues et très minutieuses. Pour la commodité du travail, il faut diviser la pièce en deux moitiés à l'aide d'un trait de scie vertical sur la colonne vertébrale. Le trempage préalable pendant quelques jours dans une solution étendue d'acide nitrique, ainsi que l'indiquent Lauth et Cruveilhier, facilite incontestablement la dissection. Enfin les filets nerveux sont parfois si ténus, comme l'a déjà observé Luschka, qu'il est alors nécessaire de les observer au microscope, après une dissociation sommaire, pour ne pas les confondre avec un vaisseau ou avec un fragment aponévrotique.

Nos observations sont consignées dans ce tableau :

1re Observation.

Côté droit.	12e nerf intercostal.	2 rameaux grêles au diaphragme.
	11e —	1 rameau épais de 1 mm., long de 5 centim. subdivisé en 3 filets pour le diaphragme.
	10e —	Rien.
	9e —	2 rameaux au diaphragme.
	8e —	1 rameau —
	7e —	4 rameaux fluets —
Côté gauche.	12e nerf intercostal.	Rien.
	11e —	1 rameau au diaphragme.
	10e —	1 rameau —
	9e —	3 rameaux —
	8e —	Rien.
	7e —	2 rameaux —

2e Observation.

Côté droit.	12e nerf intercostal.	Rien.
	11e —	2 rameaux au diaphragme.
	10e —	Rien.
	9e —	Rien.
	8e —	1 rameau —
	7e —	2 rameaux —
Côté gauche.	12e nerf intercostal.	Rien.
	11e —	1 rameau au diaphragme.
	10e —	Rien.
	9e —	1 rameau —
	8e —	1 rameau —
	7e —	1 rameau —

3e Observation.

Côté droit.	12e nerf intercostal.	Rien.
	11e —	1 rameau au diaphragme.
	10e —	2 rameaux —
	9e —	Rien.
	8e —	1 rameau —
	7e —	2 rameaux —
Côté gauche.	12e nerf intercostal.	Rien.
	11e —	1 rameau au diaphragme.
	10e —	1 rameau —
	9e —	Rien.
	8e —	Rien.
	7e —	2 rameaux —

4e Observation.

Côté droit.	12e nerf intercostal.	2 rameaux au diaphragme.
	11e —	1 rameau —
	10e —	1 rameau —
	9e —	1 rameau —
	8e —	1 rameau —
	7e —	1 rameau —

Côté gauche.	12e nerf intercostal.	2 rameaux au diaphragme.
	11e —	2 rameaux —
	10e —	0
	9e —	2 rameaux —
	8e —	0
	7e —	1 rameau. —

5e Observation.

Côté droit.	12e nerf intercostal.	1 rameau au diaphragme.
	11e —	0
	10e —	1 rameau —
	9e —	0
	8e —	2 rameaux —
	7e —	1 rameau —
Côté gauche.	12e nerf intercostal.	1 rameau au diaphragme.
	11e —	0
	10e —	0
	9e —	0
	8e —	1 rameau —
	7e —	0

6e Observation.

Côté droit.	12e nerf intercostal.	1 rameau au diaphragme.
	11e —	2 rameaux —
	10e —	1 rameau —
	9e —	0
	8e —	0
	7e —	1 rameau —
Côté gauche.	12e nerf intercostal.	0
	11e —	1 rameau au diaphragme.
	10e —	2 rameaux —
	9e —	1 rameau —
	8e —	1 rameau —
	7e —	2 rameaux —

RÉSULTATS

1° *Origine des filets diaphragmatiques issus des intercostaux.* — Un certain nombre de rameaux des six derniers nerfs intercostaux se rendent au diaphragme. Il n'a pas paru que le sixième nerf intercostal y contribue.

D'après ces quelques observations, il semble que les onzième, huitième et septième soient les plus féconds; viennent ensuite les dixième, douzième et neuvième, ce dernier relativement pauvre.

Le nerf intercostal, en général, se trouve d'abord au milieu de l'espace, puis se place contre la côte ou le cartilage supérieur ou du même numéro d'ordre. Il est situé dans les fibres du muscle intercostal interne dont la gaine aponévrotique le sépare de la cavité thoracique. A la terminaison du muscle, près du cartilage

costal, le nerf est entouré d'une aponévrose qui continue la gaine aponévrotique de l'intercostal interne. Cette aponévrose se continue d'une part avec celle du muscle transverse, d'autre part avec l'aponévrose d'insertion du diaphragme. C'est à ce niveau qu'habituellement le nerf intercostal fournit des filets diaphragmatiques. Il passe ensuite sous les insertions du diaphragme et se divise en branches qui vont se perdre dans les muscles de la paroi abdominale.

2° *Trajet des nerfs.* — Ces nerfs diaphragmatiques émanent des intercostaux au moment où ces derniers vont franchir les insertions du diaphragme; je n'ai pas observé qu'il en naisse au-dessous ou plus haut. Il est bon de signaler que deux fois le rameau destiné au diaphragme était d'une certaine longueur. L'un d'eux mesurait 1 millimètre d'épaisseur et 4 centimètres de longueur; il semblait être un accessoire du onzième nerf intercostal.

Les filets diaphragmatiques perforent l'aponévrose ou passent dans de petits interstices; ils se dirigent vers les insertions du diaphragme et les fibres musculaires les plus proches. Ils sont tantôt isolés, tantôt accompagnés par les branches des vaisseaux intercostaux; cette dernière circonstance peut être une cause d'erreur, le grand sympathique fournissant des nerfs vaso-moteurs.

Les onzième et douzième nerfs intercostaux, ce dernier surtout, ont un trajet plus particulier. L'espace intercostal est très court pour l'un et fait défaut pour l'autre; mais les nerfs passent également sous les insertions du diaphragme et lui fournissent souvent des filets.

3° *Nombre.* — Les filets diaphragmatiques sont assez nombreux, cinq à six par moitié de diaphragme. J'ai dû nécessairement en omettre quelques-uns, car ils sont parfois d'une grande ténuité.

Il existe donc à la surface du diaphragme deux territoires de distribution nerveuse, un territoire principal ou du nerf phrénique, un territoire accessoire ou des nerfs intercostaux. Ce dernier n'occupe que la partie marginale, et bien que mes dissections ne soient pas suffisantes pour bien préciser ses limites, il m'a paru pourtant être très restreint, car les filets nerveux se perdent presque aussitôt après leur arrivée au diaphragme. Je n'ai pu jusque-là reconnaître les anastomoses des nerfs intercostaux avec les nerfs phréniques, et je n'ai pas recherché les ganglions indiqués par Pansini.

Quant aux observations physiologiques et pathologiques que soulève cette innervation du diaphragme, le muscle inspirateur par excellence, nous nous proposons de les aborder à l'aide de l'expérimentation et d'en faire l'objet d'un second travail.

Conclusion. — Ainsi que l'a indiqué Luschka, le diaphragme possède une double innervation : 1° une innervation principale, fondamentale, qui lui est fournie par le nerf phrénique; 2° une innervation accessoire, auxiliaire, dont la source est dans les derniers nerfs intercostaux.

ANALYSE ET COMPTE RENDU

DES TRAVAUX FRANÇAIS ET ÉTRANGERS

Real-Lexikon der medicinischen Propädeutik, publié sous la direction du Prof. GAD. (URBAN et SCHWARZENBERG, Wien u. Leipzig.)

Dès l'apparition du tome premier de ce lexique, j'ai signalé au public médical français le plan et l'esprit de cette œuvre sans analogue dans notre pays.

Le tome second, qui est achevé depuis quelque temps, renferme les articles afférents aux lettres E, F, G, H, I, K, L, M.

Il est à peine besoin d'indiquer que les termes qui ont une signification restreinte sont, comme dans le tome premier, l'objet d'une définition claire et d'explications succinctes.

Je désirerais attirer l'attention des médecins sur un certain nombre d'articles qui se rapportent à des sujets d'une portée générale, qui comportent des développements étendus, et qui sont traités par des hommes faisant autorité en la matière.

De longues pages résumant tous les résultats acquis dans ces dernières années sont consacrées au *cœur* (Herz) : le *développement* est dû à Benda ; la *physiologie* à Gad ; Hansemann traite de *l'anatomie pathologique* du cœur; le *travail du cœur* ainsi que l'action des *nerfs cardiaques* sont décrits par Gad.

Gad expose en plusieurs colonnes les *phénomènes d'arrêt* (Hemmung) d'une part, les *nerfs vasculaires* (Gefässnerven) de l'autre.

Citons les articles qui se rapportent à la *physiologie de l'audition* par Gad ; ceux de la *circulation* (Kreislauf) par le même ; ceux de l'odorat (Geruch) et du goût (Geschmack) par Goldscheider.

Les phénomènes physiologiques et les troubles consécutifs de l'*inanition* sont décrits par R. V. Pfungen.

La *circulation fœtale* est l'objet de plusieurs articles : Zimmermann expose le cours du sang fœtal ; Veit s'occupe de la nutrition, de la morphologie et de la physiologie du fœtus, des eaux de l'amnios, etc.

Veit a également signé un long article accompagné de figures sur la *grossesse extra-utérine*.

Tout ce qui a trait à la vision des couleurs et au daltonisme (Farben, Farbenblindheit, Farbenempfindung, Farbenmischung, Farbensinn) sort de la plume de Cl. du Bois-Reymond.

I. Munk a réuni dans une série d'articles les documents épars dans une foule de mémoires et relatifs à la *chimie physiologique* de la *nutrition* (Ernährung), des *graisses* et des *acides gras*, de la *chair musculaire* (Fleisch), de la *bile* (Galle), de l'*urine*, de l'*acide urique*, de l'*urée*, etc.

Les anatomistes consulteront avec fruit l'énumération et la description de tous les *fascias* et les muscles du corps humain, par Zimmermann.

Les physiologistes trouveront une étude approfondie de la *coagulation* du sang, de la myosine, du lait, par Latschenberger. Le même auteur a présenté un tableau lucide résumant l'état actuel de la chimie physiologique des matières colorantes du sang et de leurs dérivés (Farbenstoffe des Blutes).

L'étude si importante de la *lymphe* est faite par I. Munk; la description et la répartition des vaisseaux lymphatiques sont dues à Zimmermann.

A raison de la complexité du sujet, l'estomac (Magen) comprend une série de chapitres écrits chacun par un auteur compétent : l'un est relatif à l'*anatomie* (Zimmermann) ; l'autre à l'*histologie* (Benda) ; un troisième à l'*anatomie pathologique* (Hansemann) ; un quatrième résume les faits qu'on connait sur les mouvements de l'estomac (Wegele) ; un cinquième traite du *suc gastrique* (I. Munk).

Les *poumons*, la *mamelle*, etc., sont considérés également à ces divers points de vue.

Si l'espace ne nous était pas mesuré, un grand nombre d'autres articles mériteraient d'être mentionnés à divers titres. C'est ainsi qu'au point de vue de la *psychologie physiologique*, il faudrait donner un aperçu de la façon dont Hugo Münsterberg a exposé la faculté de la *mémoire* et le *sentiment* (Gedächtniss u. Gefühl).

Disons encore que Ziehen continue à traiter de main de maître les parties relatives au système nerveux. C'est ainsi qu'il consacre une étude remarquable à l'*anatomie descriptive, à la structure et au développement de la moelle épinière et des racines spinales*. La physiologie de ces organes est envisagée sous le rapport de la *conduction* et des *actes réflexes*. C'est au même auteur qu'est due la description de l'*épilepsie humaine*, dont il éclaire singulièrement les symptômes et la marche en analysant l'état épileptiforme qu'on provoque chez les animaux par les agents chimiques, électriques et mécaniques.

Les articles : *vaisseaux de l'encéphale*, *hémorragie cérébrale*, *nerfs crâniens*, *hémiplégie*, *hypnotisme*, *hystérie*, *illusions*, *cellule ganglionnaire ou nerveuse* portent également la signature autorisée de Ziehen.

Ce second tome renferme plusieurs paragraphes étendus sur des sujets de médecine, tels que *refroidissement* (Erkältung), *fièvre* et *inflammation* (Entzündungsprocess), par Samuel ; l'inflammation, par exemple, est envisagée sous le rapport de l'origine (mécanique, traumatique, parasitaire, infectieuse), de la durée, des formes qu'elle affecte

(séreuse, vésiculeuse, fibrineuse, purulente, hémorragique, dégénérative, ulcéreuse) ; des symptômes et de la marche.

Impossible d'énumérer les nombreux articles de *zoologie*, de *physique* et de *chimie médicales* contenus dans ce second volume.

A notre époque où paraissent tant de compilations remplies de détails oiseux, on est vraiment heureux de voir une question présentée avec des vues d'ensemble, sous la forme d'aperçus simples, clairs et complets. Qu'on réserve donc aux mémoires originaux les longues discussions et les citations contradictoires !

Les auteurs du *Real-Lexikon* ont fait une œuvre à la fois scientifique et pratique : parmi les faits, ils retiennent judicieusement les plus probants et s'en tiennent aux expériences décisives.

Pour résumer d'un mot ce que j'en pense, il me suffira de dire que le second volume n'est pas inférieur à son aîné.

ÉD. RETTERER.

Le propriétaire-gérant : FÉLIX ALCAN.

Coulommiers. — Imprimerie PAUL BRODARD.

LIBRAIRIE FÉLIX ALCAN

VIENNENT DE PARAITRE

LA VIE A PARIS

PENDANT UNE ANNÉE

DE LA RÉVOLUTION

Par Gustave ISAMBERT.

[illegible] : Du 20 juin au 28 juin. — Arrivée à Paris. — [illegible] de la Ville. — Le costume et la mode. — La place publique. — Les journaux et les [illegible]. — Le commerce et la crise du numéraire. — Les salons. — Les sociétés politiques. — Cours et conférences. — Cafés, cabinets littéraires, restaurants et cercles. — La guerre au jeu. — Les spectacles. — La presse. — Les beaux-arts. — La chanson et la caricature. — Le clergé. — Les élections. — L'Assemblée nationale. — Le troisième anniversaire du serment du Jeu de Paume.
1 vol. in-12 de la *Bibliothèque d'histoire contemporaine* .... 3 fr. 50

La morale des philosophes chinois. Extraits des livres classiques de la Chine et de l'Annam, par **J.-L. de LANESSAN,** ancien gouverneur général de l'Indo-Chine. 1 vol. in-12 de la *Bibliothèque de philosophie contemporaine*.......... 2 fr. 50

L'Ecole Saint-Simonienne. Son histoire, son influence jusqu'à nos jours, par **G. WEILL,** docteur ès lettres. 1 vol. in-12 de la *Bibliothèque d'histoire contemporaine*.......... 3 fr. 50

BIBLIOTHÈQUE SCIENTIFIQUE INTERNATIONALE :

La France préhistorique, d'après les sépultures et les monuments, par **Émile CARTAILHAC.** 2e édition avec 162 gravures dans le texte. 1 vol. in-8 de la *Bibliothèque scientifique internationale*, cartonné à l'anglaise .... 6 fr.

Autres ouvrages d'anthropologie, dans la même collection :

L'espèce humaine, par A. de Quatrefages, de l'Institut, professeur au Muséum d'histoire naturelle de Paris. 1 vol. in-8. 10e édit.......... 6 fr.

Ch. Darwin et ses précurseurs français, par A. de Quatrefages. 1 v. in-8. 2e éd. 6 fr.

Les émules de Darwin, par A. de Quatrefages, avec une préface de M. Ed. Perrier, de l'Institut, et une notice sur la vie et les travaux de l'auteur, par E.-T. Hamy, de l'Institut. 2 vol. in-8.......... 12 fr.

L'homme avant les métaux, par N. Joly, correspondant de l'Institut. 1 vol. in-8, avec 150 gravures. 4e édition.......... 6 fr.

Les peuples de l'Afrique, par R. Hartmann, professeur à l'Université de Berlin. 1 vol. in-8, avec 93 figures dans le texte. 2e édit.......... 6 fr.

Les singes anthropoïdes et leur organisation comparée à celle de l'homme, par R. Hartmann, professeur à l'Université de Berlin. 1 vol. in-8, avec 63 figures gravées sur bois.......... 6 fr.

L'homme préhistorique, par Sir John Lubbock, membre de la Société royale de Londres. 2 vol. in-8, avec 228 gravures dans le texte. 3e édition.......... 12 fr.

L'homme dans la nature, par Topinard, ancien secrétaire général de la Société d'anthropologie de Paris. 1 vol. in-8, avec 101 gravures.......... 6 fr.

Les races et les langues, par André Lefèvre, professeur à l'École d'anthropologie de Paris. 1 vol. in-8.......... 6 fr.

Le centre de l'Afrique. Autour du Tchad, par P. Brunache, administrateur à Aïn-Fezza. 1 vol. in-8 avec gravures.......... 6 fr.

FÉLIX ALCAN, *Editeur,* **108, Boulevard Saint-Germain, PARIS.**

DICTIONNAIRE DE MÉDECINE

par les Drs **E. BOUCHUT** et **A. DESPRÉS**

Sixième Édition au courant des derniers Progrès de la Science.

[illegible] volume de [illegible] pages in-4° sur 2 colonnes, avec 1000 gravures dans le texte, **Indispensable aux Famill[es]**

PRIX : broché, 25 fr., — relié, 30 fr. *Franco contre Mandat.*

TABLE DES MATIÈRES

M. DUVAL. — Études sur l'Embryologie des chéiroptères [illegible] *16 fig.* .... [illegible]

TROLARD. — Le ganglion dit du Spinal (avec 1 fig.) .... 15[illegible]

E. LAGUESSE. — Recherches sur l'histogenie du Pancréas [illegible] le mouton (avec fig.) .... 1[illegible]

CAVALIÉ. — De l'innervation du diaphragme par les nerfs [illegible] costaux .... [illegible]

ANALYSE ET COMPTE RENDU DES TRAVAUX FRANÇAIS ET ÉTRANGERS. Real Lexikon der medicinischen Propädeutik (E. Retterer) .... [illegible]

Le *Journal de l'Anatomie et de la Physiologie* paraît tous les deux mois :

CONDITIONS DE LA SOUSCRIPTION

Un numéro .... 6 fr. »
Un an, pour Paris .... [illegible] »
— pour les départements et l'étranger .... [illegible]

CHAQUE LIVRAISON CONTIENT :

[illegible]

IL A EN OUTRE POUR OBJET :

[illegible]

Les ouvrages à analyser, et tout ce qui concerne la rédaction, doivent être adressés [illegible] à la librairie FÉLIX ALCAN, 108, boulevard Saint-Germain.

[illegible]. — Imp. Paul Brodard

JOURNAL

DE

L'ANATOMIE

ET DE

LA PHYSIOLOGIE

NORMALES ET PATHOLOGIQUES

DE L'HOMME ET DES ANIMAUX

Fondé par **CHARLES ROBIN** (1864-1885)

Continué par **GEORGES POUCHET** (1885-1894)

PUBLIÉ PAR **MATHIAS DUVAL**

Membre de l'Académie de médecine, professeur à la Faculté de médecine

AVEC LE CONCOURS DE

MM. les Drs BEAUREGARD, TOURNEUX et RETTERER.

XXXII[e] ANNÉE, 1896. — N° 3. — MAI-JUIN

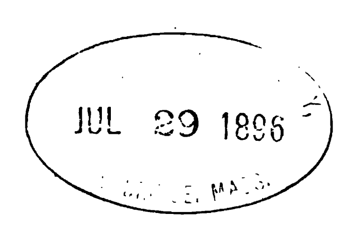
PARIS

ANCIENNE LIBRAIRIE GERMER BAILLIÈRE ET C[ie]

FÉLIX ALCAN, ÉDITEUR

108, BOULEVARD SAINT-GERMAIN, 108

1896



RECHERCHES
SUR
L'HISTOGÉNIE DU PANCRÉAS
CHEZ LE MOUTON

Par E. LAGUESSE
Docteur ès sciences,
Professeur agrégé à la Faculté de médecine de Lille.

(*Suite et fin* [1].)

PLANCHE IV

III. — *Origine et évolution des ilots de Langerhans (pseudo-follicules).*

Lorsqu'on sectionne le pancréas encore chaud d'un fœtus de mouton de 30 à 45 centimètres de longueur, on aperçoit de place en place, à l'œil nu, sur la surface de coupe, et de préférence vers son centre ou vers le centre des lobules, de nombreux points rouges généralement arrondis, réguliers, les uns très petits, les autres, plus rares, atteignant le volume d'une tête d'épingle. On dirait autant d'anévrysmes miliaires. Mais si l'on résèque avec les ciseaux un fragment de la glande contenant un des prétendus anévrysmes, pour l'examiner à un faible grossissement, on se trouve en présence d'une petite poche fermée, sans connexion avec les vaisseaux artériels ou veineux. Sa paroi est formée par une coque assez épaisse et assez réfringente. Appuyons sur la lamelle, la poche crèvera et laissera échapper une foule d'hématies. Souvent, aux côtés de cette vésicule, nous apercevrons, d'autre part, de nombreuses masses cellulaires pleines (amas d'éléments épithéliaux polyédriques), isolées ou groupées, tantôt arrondies, tantôt lobu-

1. Voir le n° de septembre-octobre 1895, p. 475 et de mars-avril 1896, p. 171.

lées ou même ramifiées. Elles tranchent sur les acini voisins, bourrés de grains brillants de zymogène, par l'absence totale de ces grains, par une réfringence moindre, un aspect un peu trouble, une teinte très légèrement orangée, enfin par la présence, tout autour, d'une sorte de résille à mailles serrées formée de gros capillaires tortueux gorgés de sang, attirant le regard, alors que le réseau capillaire ordinaire de la glande se laisse difficilement apercevoir. L'acide acétique y fait apparaître de gros noyaux arrondis, diversement orientés, répartis à égale distance à peu près dans toute la masse, tandis que, dans l'acinus, ils sont serrés les uns contre les autres, et ordonnés en une couche périphérique radiée. L'acide osmique laisse ces amas à peu près homogènes et les détache ainsi davantage encore des acini voisins, dont les grains se colorent fortement en brun foncé. L'aspect extérieur de ces masses pleines, leur réseau sanguin caractéristique nous les montre, même en l'absence de notions précises sur leurs éléments anatomiques, identiques aux *pseudo-follicules*, *amas intertubulaires*, ou *îlots de Langerhans* de l'adulte. Quant aux vésicules remplies de sang qui ont tout d'abord attiré notre attention, nous nous convaincrons facilement que leur paroi a la même constitution, et nous trouverons des formes de transition qui nous permettront de les considérer comme une simple variété des îlots précédents.

Sur des fœtus plus jeunes, nous retrouverons facilement à l'œil nu, jusqu'à la taille de 10 centimètres environ, les points rouges caractéristiques, et dans leur voisinage les mêmes masses pleines; mais les uns et les autres seront plus petits et plus rares. Enfin, jusque sur les embryons de 40 à 60 millimètres, nous pourrons en revoir sans trop de difficulté, sinon à l'œil nu, du moins à la loupe, vers le centre de l'organe.

De cette première recherche, si facile, nous rapporterons déjà la conviction que les ilots de Langerhans existent chez le fœtus à terme, qu'ils y sont beaucoup plus abondants que chez l'adulte, qu'ils atteignent leur maximum de fréquence chez les fœtus de 15 à 30 centimètres environ, mais qu'au delà ils se retrouvent même sur la glande encore privée de cavités sécrétantes de l'embryon, jusqu'à un stade que nous allons chercher maintenant à déterminer plus exactement par la méthode des coupes sériées.

Avant de commencer, il nous faut établir de suite deux catégories parmi les ilots. Nous allons voir les premiers naître des cordons

pleins ou de la paroi des tubes pancréatiques primitifs : nous les appellerons *îlots primaires*. Mais cette poussée s'arrêtera quand existeront les cavités sécrétantes, et c'est exclusivement à des transformations de celles-ci que de nouvelles masses pleines devront leur origine : nous les appellerons *îlots secondaires*.

Formation des îlots primaires. — Nous avons vu sur notre embryon le plus jeune (α, 13 mm.) que le pancréas ventral, de développement récent, est presque exclusivement formé de cellules encore claires et peu colorables, mais que les cordons variqueux du pancréas dorsal, plus avancés, présentent de place en place, vers leurs bords surtout, des cellules plus foncées, troubles, isolées ou par petits groupes (fig. 1 du texte). Or, en un point déjà, j'ai noté l'existence d'un petit bourgeon hémisphérique exclusivement constitué par ces cellules troubles, au nombre de 15 environ. D'après leurs caractères histologiques, je crois pouvoir considérer et ce bourgeon, et même les groupes de cellules troubles moins bien détachés, comme les ébauches des premiers îlots de Langerhans. Leur apparition remonterait donc aux origines mêmes de la glande, au stade des premiers cordons pleins ramifiés. Mais, sur cet embryon et sur celui de 15 mm., leur existence est encore exceptionnelle, peut être contestée. Il n'en est pas de même sur ceux de 18 mm. et de 18 mm. 1/2, où l'arbre glandulaire est en voie de creusement, et sur celui de 28 mm. (γ, fig. 3 du texte). Car, chez ces trois embryons, mais surtout sur le dernier, nous trouvons, aussi bien sur les parties creuses que sur les rameaux encore pleins, non seulement de nombreuses petites saillies verruqueuses, en lunule ou hémisphériques, formées d'un petit nombre d'éléments troubles, mais des masses cellulaires pleines de toute taille, pareillement constituées. Il suffira de parcourir la planche hors texte (fig. 6 à 8) pour se convaincre qu'il existe, entre les plus volumineuses d'entre elles et les plus petites saillies, une série ininterrompue de formes intermédiaires, qui représentent les différents stades de leur développement. Des caryocinèses abondantes témoignent de leur croissance. Nous avons vu (1re partie) que, d'après le nombre de ces caryocinèses, inférieur ou égal seulement à celui des vésicules terminales, d'après leur mode de distribution, on ne peut considérer ces masses pleines comme les bourgeons spécialement destinés à assurer l'accroissement de la glande, et que, s'il y a un lieu où cette croissance est plus rapide que partout ailleurs, c'est dans

les vésicules terminales qu'il faut le chercher. Nous pouvons ajouter de suite que, dès maintenant, leur structure les rapproche singulièrement des îlots de Langerhans adultes, et nous allons trouver entre ceux-ci et ceux-là une série continue de formes de transition.

Sur les embryons qui nous occupent (β, γ), les plus petites de ces masses pleines ont de 15 à 40 μ en moyenne, les plus grosses jusqu'à 80 et 100 μ. Celles-ci contiennent déjà une ou plusieurs centaines d'éléments. La plupart sont à peu près sphériques ou ovoïdes, parfois piriformes ; mais les plus volumineuses sont lobées et irrégulières. Elles sont généralement encore sessiles sur les rameaux qui les portent (fig. 7), quelquefois même adhérentes par un large empâtement, sur une grande partie de leur circonférence. Dès qu'elles sont bien individualisées, leur substance apparaît presque partout distincte de la paroi du tube sous-jacent, de sorte qu'elles y sont simplement accolées et perdent l'aspect de bourgeons dépendants de ce tube, pour prendre celui d'organites autonomes. Les masses pleines sont accolées latéralement tout le long des tubes, fréquemment aux bifurcations. A cet âge, je n'en ai pas vu une seule aux extrémités [1].

Sur les embryons plus âgés, on continue à voir, pendant assez longtemps encore, de nouveaux bourgeons s'individualiser dans la paroi des tubes pancréatiques primitifs pour donner naissance à des îlots primaires. Pourtant, le nombre de ces bourgeons semblait déjà en diminution sur ζ. Sur ι (87 mm.) ils étaient devenus très rares (les petites masses également). Au delà, peut-être est-il possible d'en rencontrer encore, mais cela ne m'est pas arrivé. Lorsqu'il y a des bourgeons pleins, ils ont changé de caractères et donnent maintenant des cavités sécrétantes. La production d'îlots primaires, c'est-à-dire formés aux dépens de la paroi des cordons et tubes pancréatiques primitifs indifférents, s'arrête donc d'assez bonne heure, bien avant que ces tubes aient complètement disparu; et, sur le même embryon où j'ai observé les derniers bourgeons (ι, 87 mm.), me sont apparus aussi les premiers rudiments d'îlots secondaires.

Tant que naissaient ces bourgeons, le nombre des masses pleines a rapidement augmenté; et bientôt, sur δ, δ^1, ε, ζ, η, on en trouve

1. On croit quelquefois rencontrer une masse terminale, puis on s'aperçoit qu'elle est simplement à un coude du tube, qui, après avoir changé de direction, se continue au delà, dans les coupes suivantes. Leur disposition sur l'arbre glandulaire rappelle, en un mot, l'inflorescence indéfinie des botanistes.

des quantités, de toutes formes et de toutes tailles. J'en ai étudié plus

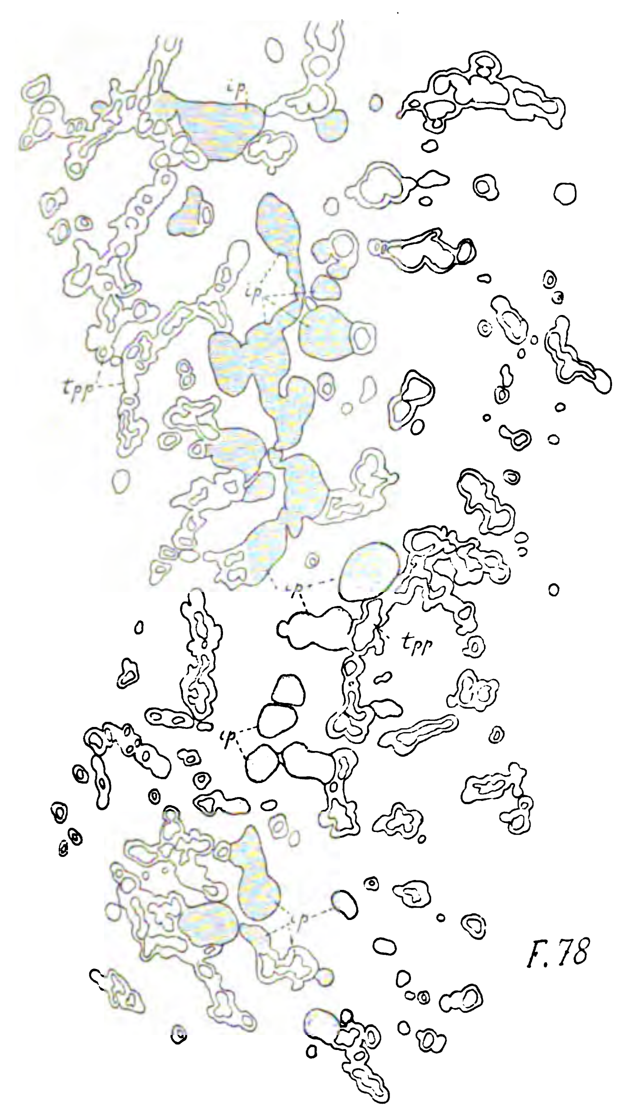


Figure 78. — *Embryon ε, Coupe longitudinale presque totale du pancréas*, passant par le centre de la glande et montrant l'accumulation, en ce centre, d'un très grand nombre d'îlots pleins de Langerhans, *ip, ip*, appendus aux tubes primitifs *t p p*, les uns isolés, les autres plus ou moins fusionnés en larges complexus (îlots composés). Leur réunion constitue, dans la glande, une véritable substance médullaire. A comparer à la coupe représentée fig. 19, plus tangentielle, et dans laquelle on ne rencontre qu'un petit nombre de ces îlots. — Verick. Oc. 1, Obj. 2, camera.

de 60 chez l'embryon ε, et ne crois pas beaucoup m'écarter de la

vérité en évaluant à plus d'un cent leur nombre total dans ce pancréas, encore petit, dont j'ai parcouru toutes les coupes[1]. Sur cet embryon, comme sur tous ceux de 25 à 70 mm. dont j'ai pu observer des portions notables, elles étaient éparses dans tout l'organe, sauf à l'extrême périphérie, plus nombreuses en approchant du centre. Enfin, vers le centre même, on trouvait régulièrement plusieurs amas considérables, îlots de Langerhans composés et lobés (*ip*, *ip*, fig. 78). Ces amas centraux étaient quelquefois si développés qu'on aurait volontiers décrit le pancréas comme formé de deux substances, l'une médullaire caractérisée par leur présence, l'autre corticale. Nous verrons des traces de cette disposition jusque chez l'adulte où les îlots se tiennent de préférence vers le centre des lobules, au voisinage des conduits excréteurs d'un certain diamètre.

Parmi ces masses pleines de toutes formes et de toutes tailles, prédominent par le nombre, à peu près à tout âge, les îlots simples assez régulièrement arrondis et de 50 à 100 μ de diamètre. C'est sur ce type moyen, pris un peu partout, mais principalement sur ε que nous allons de préférence étudier la structure.

Structure des îlots primaires. — Nous avons déjà vu, par l'examen rapide du pancréas frais, l'aspect d'ensemble qu'ils offrent. Après un séjour d'une demi-heure à une heure dans le sérum iodé ambré, ils n'apparaissent encore que vaguement divisés en territoires cellulaires. Ces territoires deviennent déjà plus distincts si l'on ajoute sur les bords de la lamelle une goutte de solution iodo-iodurée. Mais c'est sur les coupes faites après fixation au Flemming ou au liquide A qu'on les aperçoit le plus nettement, après coloration par la safranine, ou, mieux encore, par l'hématoxyline ou le violet de gentiane. La masse apparaît découpée en une série de champs polygonaux assez réguliers ; vers le centre de chacun se trouve un noyau. Bien qu'il y ait de grandes variations, les cellules ainsi limitées sont, en règle générale, un peu plus volumineuses que celles des tubes pancréatiques primitifs et même des acini. Elles mesurent de 6 à 15 μ en moyenne, rarement jusqu'à 18. Isolées, après fixation par l'acide osmique ou le liquide de Muller, elles se présentent comme des blocs assez régulièrement polyé-

1. Le chiffre est même forcément au-dessous de la vérité ; beaucoup des masses de ε, simples en apparence et comptées comme telles, mais tenant à plusieurs tubes, devaient être des ilots composés, formés par la réunion de plusieurs îlots simples.

driques, roulant sous le champ du microscope. Leur corps protoplasmique offre cet aspect trouble, assez singulier, mais caractéristique, qui a frappé chez l'adulte la plupart des observateurs, et qui a été souvent signalé. Kühne et Lea, observant les îlots sur le lapin adulte, ont dit qu'ils se distinguaient, à l'œil nu ou à la loupe, comme des points un peu troubles, ayant un aspect qui rappelle celui des grains de tapioca. Cette comparaison peut nous servir pour la cellule. Quand on l'observe dans le sérum iodé faible, et aussi dans les coupes fixées au Flemming et peu colorées, elle n'apparaît ni complètement homogène, ni nettement granulée ou réticulée, mais vaguement granuleuse. Elle semble alors souvent constituée par un amas de petits grains, ou plutôt de petites vacuoles incomplètement transparentes, serrées l'une contre l'autre au milieu d'une substance un peu moins réfringente; le tout, en un mot, produit une impression assez analogue à celle que donne le tapioca en potage épais. Dans la plupart des réactifs, cette apparence est plus ou moins marquée; dans l'acide osmique, l'élément est presque homogène [1]. Sur les pièces fixées au liquide de Flemming et coupées, la cellule se colore en rouge lie de vin par l'hématoxyline de Bœhmer, alors que celles des canaux et des acini se teignent en violet franc. Par le violet de gentiane, elle prend aussi un ton rouge violacé spécial. Par la safranine, elle se colore simplement plus vivement que les autres cellules. Mais souvent, dans les îlots primaires, on peut distinguer deux variétés d'éléments, des périphériques très foncés, très colorés, des centraux plus clairs (pl. f. 8, *etc.*) dont la texture est plus lâche et plus facile à voir. En examinant ceux-ci à un fort grossissement (Obj. Zeiss, apochr. 2,0 mm., Ap. 1,40, Oc. 6 à 12) et sur des coupes minces (1/200 ou 1/300), beaucoup d'entre eux apparaissent comme sur la figure 10 (pl. IV), c'est-à-dire nettement constitués par un réticulum protoplasmique à mailles serrées, polygonales régulières, ou même en certains points, semble-t-il, par des alvéoles closes [2]. Souvent, vers la périphérie, ces mailles deviennent

1. Après action de l'acide osmique sur la glande vivante, dilacérée, action prolongée, soit quelques minutes seulement, soit 24 à 48 heures, je n'ai pas trouvé, à cet âge, dans les îlots de gouttelettes de graisse, et ne puis par conséquent m'associer à l'opinion de Dogiel, qui considère les cellules des îlots comme des éléments en dégénérescence graisseuse.

2. Nous verrons, lors de la naissance des îlots secondaires, qu'au moment de la métamorphose de la cellule à zymogène en cellule trouble, les gouttelettes de zymogène s'écartent, se répandent dans tout l'élément, puis pâlissent et disparaissent. Il

beaucoup plus larges, plus distinctes par conséquent, et finissent par une série de larges arceaux qui viennent s'appuyer sur la couche membraneuse. L'ensemble rappelle assez l'aspect réticulé de la cellule hépatique, mais avec des mailles beaucoup plus serrées. J'ai retrouvé ces dispositions plus marquées encore sur des îlots de fœtus à terme, après fixation à l'alcool absolu, forte coloration à l'hématoxyline de Bœhmer et montage dans la glycérine. Par places les mailles étaient plus larges, les travées mieux colorées et de toute netteté, un peu variqueuses, du fait de la présence de files de granules plus foncés. Nous avons donc affaire ici à des éléments de structure réticulée ; et si cette disposition n'apparaît pas nettement dans les cellules périphériques plus foncées, c'est sans doute parce que le réseau y est trop serré et la substance intermédiaire trop colorable. Mais pourquoi cet aspect trouble, et, par l'hématoxyline, cette coloration lie de vin particulière qu'on obtient après fixation au liquide de Flemming, mais non après fixation à l'alcool ? Probablement parce que la substance qui occupe les mailles a un indice de réfraction peu différent de celui des travées. Peut-être est-elle même semi-fluide, comme gélatineuse. L'alcool, qui nous montre le réseau net et bien coloré, la dissoudrait; l'acide osmique, qui montre la cellule presque homogène, la fixerait. Il en serait à peu près de même après l'action du liquide de Flemming, car l'aspect trouble, presque homogène, y persiste, et, après coloration à la safranine, le contenu des mailles semble lui-même légèrement teinté.

Le noyau de ces cellules (pl. IV, f. 7, 8, 10) est à peu près central, généralement plus gros, plus régulièrement arrondi que celui

semble alors qu'à la place de chacune d'elles apparaisse une petite vacuole, que, *vu son exiguïté*, nous pourrions peut-être considérer comme une alvéole de constitution du protoplasme, close de toute part par l'hyaloplasma (pris au sens de partie contractile du protoplasme et opposé à paraplasma), et dont le contenu est la gouttelette dissoute et transformée. Il ne nous semble pas, d'ailleurs, que les théories filaire, réticulaire, et alvéolaire du protoplasme s'excluent réciproquement, et nous comprendrions très bien, par exemple, que le protoplasme de la cellule trouble fût, vers le centre, formé d'alvéoles closes, et que, vers la périphérie, ces alvéoles entrant en communication l'une avec l'autre, il en résultât un véritable réseau à travées filamenteuses. Les vacuoles beaucoup plus considérables de la cellule caliciforme jeune se comportent d'ailleurs ainsi. La sécrétion interne des cellules troubles (si telle est en réalité leur fonction) serait vraisemblablement ici confondue avec le paraplasme (ou enchylema). Peut-il en être autrement d'ailleurs, pour la majorité des physiologistes, alors qu'ils considèrent comme des produits de sécrétion interne la plupart des produits de désassimilation primitifs de la cellule, substances évidemment dissoutes dans le paraplasme, quand il apparaît nettement distinct de l'hyaloplasme.

des autres éléments, et de 4 à 8 μ de diamètre. Il se détache le plus souvent en clair sur le corps protoplasmique foncé. Il a une membrane épaisse et contient un grand nombre de petits granules de tailles diverses, dont les plus gros eux-mêmes, en général moins volumineux que ceux des cellules à grains, paraissent, pour la plupart, des grains de nucléine et non des nucléoles vrais. Par la double coloration safranine-violet de gentiane, quelques-uns seulement, en effet, se colorent en rouge. Pourtant, dans un certain nombre de noyaux plus sombres, plus petits et à menbrane plus épaisse, qui paraissent en régression, la plupart des grains, très nombreux, serrés et de moyenne taille, prennent cette coloration, et le suc nucléaire lui-même se teinte. Nous pouvons dire, d'une façon générale, que les noyaux, dans les îlots, sont plus granuleux, plus foncés après coloration, et entourés d'une membrane plus épaisse que ceux des cellules à zymogène, et surtout que ceux des tubes pancréatiques primitifs et des canaux.

Dès leur apparition, les îlots de Langerhans sont, en outre, entourés d'une membrane propre mince, analogue à celle des autres parties de la glande, et contenant, de place en place, des noyaux aplatis. Elle est très facile à voir sur les embryons de 3 à 10 centimètres, parce que ces noyaux sont beaucoup moins minces que plus tard, et la membrane relativement plus épaisse (pl. IV, fig. 9, *m*). Par places, en des points moins bien fixés, un retrait plus considérable des cellules épithéliales l'a décollée, et elle se détache, isolée aussi bien du tissu conjonctif voisin que de l'îlot.

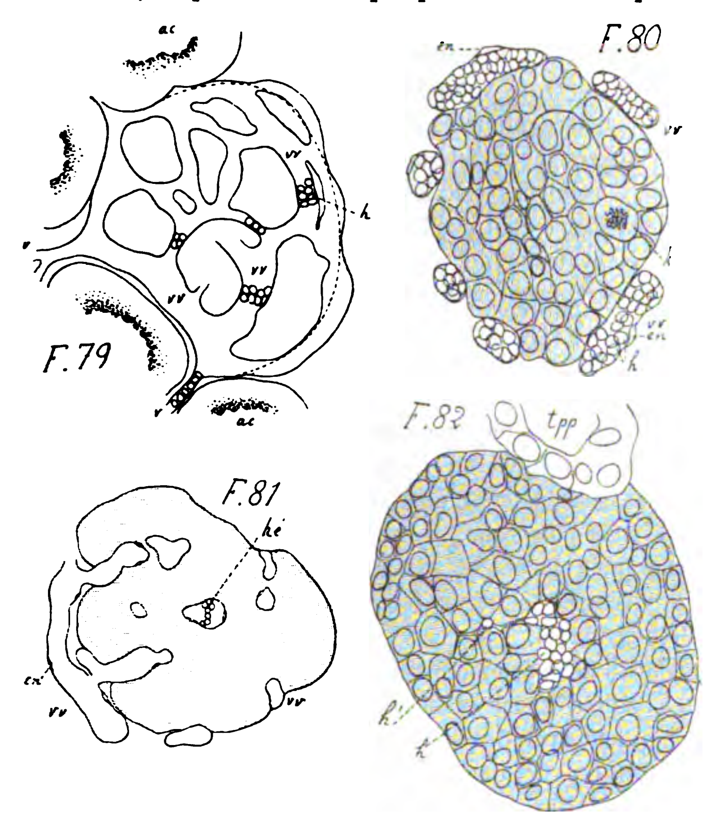
Nous avons déjà vu enfin, dans l'examen sur pièces fraîches, que la masse pleine est entourée d'un réseau capillaire spécial, formant une sorte de résille à mailles serrées qui l'emprisonne. La figure 79 montre une de ces résilles, dessinée après fixation par l'acide osmique, sur un fœtus de 25 centimètres; on voit que les mailles de ce réseau spécial sont bien plus serrées que dans le reste de la glande, et que les vaisseaux, dilatés, variqueux, admettent 2, 3 et 4 hématies de front (vv), tandis que les capillaires ordinaires voisins (v) n'en admettent qu'une seule. Ils mesurent de 10 à 28 μ de diamètre. Sur les embryons jeunes (ε, ζ, η), ils sont un peu moins larges (8 à 20 μ), et surtout tranchent moins sur les voisins, car presque tous les capillaires, à cet âge, ont un plus fort calibre que dans la suite. Sur les coupes (fig. 80), on retrouve ces vaisseaux

diversement sectionnés, et l'on constate qu'ils sont immédiatement accolés en dehors de la membrane propre, ou à très peu de distance d'elle. Plus l'embryon grandit, plus ce rapport paraît intime.

Ilots à hématies. — Tels sont les îlots typiques, simples et pleins, qu'on retrouve à tout âge, aussi bien parmi les secondaires que parmi les primaires, mais bien plus fréquents dans ces derniers. Il nous reste maintenant à étudier une variété singulière qui se présente assez souvent, l'*îlot creux rempli d'hématies*. On en rencontre à tout âge, sauf sur les très jeunes embryons, parmi les masses simples de moyenne et de grande taille. J'ai noté l'existence des premiers sur l'embryon β_2 de 18 mm. 1/2. Je les retrouve plus abondants sur γ (28 mm.). Les uns ne contiennent vers le centre, sur une coupe médiane, que 5 ou 6 hématies, au milieu d'une sorte de large méat intercellulaire irrégulier sans paroi propre, les autres une vingtaine, entourées par une coque épaisse formée de plusieurs assises de cellules troubles (fig. 82). Dans d'autres enfin, les cellules plus claires centrales ont complètement disparu, et il ne reste plus qu'une coque mince, formée d'une assise unique de cellules troubles foncées, renfermant un amas considérable de globules rouges (fig. 9, pl. hors texte). On en trouve enfin quelques-uns, parmi les plus gros, où cette dernière assise même manque par places, et où le sang arrive directement en contact, sur plusieurs points, avec la membrane propre qui seule le retient. Les hématies, nucléées, sont mêlées à un certain nombre d'hématies non nucléées; les deux variétés coexistent en ce moment dans les vaisseaux de l'embryon. Les leucocytes y sont très rares.

Sur ε, ces formations étaient plus nombreuses encore, et quelques-unes, très volumineuses, atteignaient 100 à 150 μ. La plupart d'entre elles étaient réduites à une simple coque bourrée d'hématies non nucléées. Plusieurs avaient pour enveloppe unique la propria sur le tiers ou la moitié de leur circonférence. En outre. dans certaines, l'hémorragie (employons ce mot pour faciliter la description), n'existait pas au centre, mais entre les cellules épithéliales de la masse pleine et la propria décollée, ou bien il existait au centre, et sous la propria, deux hémorragies plus ou moins communicantes. Enfin, dans ces masses de ε, je trouvais parfois, partant de la coque, des traînées irrégulières, en files ou en lames, de cellules troubles flottantes au milieu du sang, comprimées par

les hématies, et parfois même quelques éléments complètement



Figures 79 à 82. — *Vaisseaux et hématies libres dans les îlots.* — *v*, capillaires ordinaires ; *vv*, capillaires dilatés et tortueux des îlots, — *h*, *h*, hématies.

Fig. 79. — Un îlot plein, choisi dans une dissociation, sur un fœtus de 25 centimètres (en dehors de la série), et dessiné après action de l'acide osmique. — Il est entouré, comme tous les îlots pleins, d'une sorte de résille à mailles serrées, formée de larges capillaires tortueux et irréguliers, *vv*, — *ac*, portions de quatre acini voisins, avec leur zymogène. — La ligne pointillée marque la limite de l'îlot, que dépassent, sur le profil, les vaisseaux proéminents. Les vaisseaux étaient chargés d'hématies ; elles n'ont été figurées qu'en quelques points pour permettre d'apprécier la largeur relative des capillaires. — Zeiss, Oc. 1, Obj. F.

Fig. 80. — Un îlot plein simple (secondaire) montrant en coupe les mêmes vaisseaux *vv*, remplis d'hématies, et enserrant la masse cellulaire ; — *k*, caryocinèse, — *en*, endothélium. — Embryon σ, 23 1/2 cent. — Zeiss, Oc. 4, Obj. apoch. imm. homog. 2 mm. Apert. 1,40, camera.

Fig. 81. — Un îlot composé (secondaire) vu à un faible grossissement (Verick, Oc. 1, Obj. 4, camera), et présentant, outre les vaisseaux superficiels, des vaisseaux centraux de même nature (glomérule de Kühne et Lea), persistant après soudure des îlots simples composants.

Fig. 82. — Variété : un *îlot* (primaire) *à hématies*, en voie de formation : résorption vers le centre, arrivée d'hématies une à une, *h*, *h'*, formant en ce centre un amas de plus en plus considérable. — Embryon ε. — Zeiss, Oc. 4, Obj. apoch. 2 mm., etc..., camera.

isolés au milieu d'elles. J'y trouvais surtout des éléments nouveaux.

C'étaient, de place en place (planche IV, fig. 9, *cah*), généralement contre la coque, ou même dans son épaisseur, saillantes d'autre part au milieu des hématies, un certain nombre (jusqu'à 12 en certaines masses) de volumineuses cellules polyédriques, de 15 à 25 μ de diamètre, entourées d'une véritable membrane ou tout au moins d'une couche membraneuse épaisse, à corps protoplasmique analogue à celui des cellules troubles claires, mais dont presque toute la substance était condensée en un petit amas périnucléaire, le reste étant troué de nombreuses grosses vacuoles incolores, parfois vides, souvent occupées par des hématies (1 à 30). Celles-ci étaient tantôt à peu près normales, colorées en rouge vif plus ou moins foncé par la safranine, tantôt incolores, déprimées en calotte ou plissées, ratatinées, fragmentées. Souvent en outre, dans le protoplasma, autour du noyau, on apercevait quelques grains anguleux très vivement colorés en rouge foncé[1]. Le noyau, excentrique, n'était pas sensiblement plus volumineux que celui des cellules voisines, mais plus clair; il avait une membrane plus épaisse, un réticulum plus lâche, et généralement un énorme nucléole de 2 à 3 μ, vivement teinté en rouge rubis par la double coloration safranine-gentiane.

Ces îlots à hématies me paraissent énigmatiques à plus d'un point de vue. D'après la succession des formes chez les embryons d'âges différents, leur évolution se reconstitue assez facilement. Au début, nous voyons en effet quelques hématies seulement au centre d'une masse pleine (fig. 82); puis leur nombre augmente, elles sont bientôt des centaines, des milliers, et la masse primitive se trouve réduite à une simple coque, souvent incomplète, d'éléments épithéliaux. Mais comment les globules rouges pénètrent-ils dans ces organites? Ayant commencé par étudier des masses avancées dans leur évolution, et où le sang arrive jusqu'à la membrane propre ou la décolle, j'ai d'abord cru à une communication avec les vaisseaux. Mais je n'ai jamais pu la voir d'une façon certaine, et les cas douteux que j'ai eus sous les yeux sont trop rares pour qu'on en puisse tirer une explication générale. Le plus souvent, il est très évident, au contraire, que l'endothélium du capillaire s'accole étroi-

1. Sur des fragments de tissu non colorés, dissociés et laissés plusieurs jours dans l'acide acétique au 1/10, où la couleur des hématies avait complètement disparu, j'ai retrouvé ces granules encore vivement teintés, couleur rouille. Après action de l'acide osmique, ils avaient noirci. C'est vraisemblablement une substance dérivée de l'hémoglobine.

tement à la propria, mais que ces deux membranes persistent comme une mince barrière entre le sang circulant et le sang stagnant, ou plutôt l'amas de globules de l'îlot. Un fait montre d'ailleurs la communication difficile de l'un à l'autre; sur quelques embryons le réseau sanguin était vide et pourtant les masses à hématies restaient pleines et gonflées. Enfin j'ai plusieurs fois examiné avec soin toute la série des coupes d'une masse aux premiers stades de son évolution, c'est-à-dire où l'on trouvait 10 à 20 hématies au centre d'une coupe méridienne. Or, dans ces conditions, j'ai compté au centre des groupes de 100 à 200 hématies en contact immédiat avec les cellules épithéliales sans aucune espèce de membrane, et entourées de toutes parts par 3 ou 4 assises de ces éléments, sans la moindre communication avec les vaisseaux extérieurs. Les globules rouges s'y formeraient-ils sur place? Mais les seuls éléments auxquels on pourrait attribuer un rôle hématopoiétique, les grosses cellules étudiées en dernier lieu, contiennent des globules souvent décolorés, plissés, manifestement en voie de destruction, ou même de simples débris. Plusieurs faits semblent montrer que ces globules, au contraire, pénètrent un à un dans la masse. Sur les cylindres variqueux primitifs de l'embryon α (13 mm.), j'ai vu, en plusieurs points, des hématies nucléées, soit isolées, soit en petits groupes de 2 à 5 vers le centre des cordons, parfois même d'autres à la surface, à demi engagées dans ces cordons, et dans des conditions où il ne pouvait être question d'un entraînement par le rasoir. Dans les masses pleines de γ, δ, ε, d'autre part, il m'est arrivé fréquemment de rencontrer, entre les cellules centrales de préférence, soit une hématie isolée soit une file d'hématies. Enfin, dans les masses pleines, on voit souvent une ou plusieurs cellules centrales claires, gonflées (pl. fig. 8, *etc.*); ailleurs l'assise externe seule reste foncée. Or, dans les masses creuses, j'ai trouvé : 1° toute une série de transitions insensibles entre les cellules contenant des hématies et les cellules centrales claires; 2° un certain nombre de cellules centrales manifestement en voie de régression, à corps étiré, irrégulier, à noyau petit, granuleux, coloré en masse, au voisinage immédiat de l'amas de globules, y proéminant, ou même isolées dans son intérieur. Je crois donc pouvoir expliquer ainsi la formation des cavités : lorsque des cellules centrales gonflées et à réseau protoplasmique plus lâche ne sont différenciées dans la masse pleine, il se forme souvent entre elles, vers le centre, des

méats[1]. Dans ces méats viennent s'accumuler des hématies, pénétrant une à une à travers l'épithélium. Parmi les cellules claires centrales, les unes se résorbent alors par une véritable fonte cellulaire et contribuent ainsi à l'agrandissement de la cavité, les autres se transforment en gros éléments qui s'emparent d'un certain nombre d'hématies et les détruisent. Toutes les cellules claires finissant par être transformées, il ne reste plus qu'une coque de cellules foncées, contenant non du sang, mais un amas de globules rouges, enveloppe qui peut elle-même être en partie détruite[2].

Si curieuses que soient ces formations creuses, nous ne nous y arrêterons pas davantage, parce que leur destinée ne diffère pas de celle des pleines (nous les verrons subir les mêmes transformations finales), et parce qu'elles sont, sinon absentes, du moins très rares ou très petites chez l'adulte, où nous ne les avons pas encore aperçues. Nous devons donc les considérer comme représentant une simple variété parmi les îlots.

1. Renfermant peut-être déjà un produit de sécrétion. J'ai aperçu en effet, sur quelques masses, deux ou trois hématies centrales seulement, contenues dans un large méat qu'elles étaient loin de remplir.

2. Je crois avoir à peu près démontré que les hématies ne peuvent arriver au centre de la masse qu'une à une, en traversant toute l'épaisseur. Il m'est plus difficile de dire le mécanisme de ce cheminement. Il faut évidemment admettre, ou bien qu'il y a une sorte d'attraction vers ce centre, des courants liquides peut-être, ou bien que les globules rouges possèdent une mobilité propre. La première hypothèse expliquerait bien l'afflux d'un liquide, mais mal le passage des hématies à travers les parois, et du vaisseau, et de la masse. La seconde hypothèse, bien qu'elle soit en contradiction avec les données classiques, paraît donc s'imposer. Je m'éloignerais trop de mon sujet en étudiant ici cette question, mais je rappellerai que la contractilité des hématies a déjà été souvent soutenue, notamment par Klebs, Arndt, et par plusieurs auteurs récents, entre autres Cavazzani (Congrès de médecine de Rome, 1894). Hayem (Du sang, Paris, 1889) n'admet-il pas d'ailleurs que les hématies nucléées sont, dans certaines conditions, contractiles chez l'embryon? Or les premières auxquelles nous avons eu affaire dans ces îlots sont nucléées; il suffirait ici que cette propriété persistât, un certain temps au moins, dans les non nucléées, pour expliquer la formation des masses à hématies chez l'embryon et le fœtus.

Un autre fait intéressant avait attiré mon attention et m'a été de nouveau signalé par M. Malassez lorsqu'il a bien voulu examiner mes coupes. Dans les îlots à hématies préparés au Flemming et à la safranine, les hématies centrales de l'amas sont plus colorées que les périphériques; celles-ci sont plus mal fixées, semble-t-il (ce devrait être l'inverse), moins distinctes, comme laquées, analogues à celles sur lesquelles ont agi les liquides digestifs. Nous avons déjà remarqué d'autre part que les îlots étaient légèrement colorés en rouge orangé, et signalé les grains de dérivés hémoglobiques qu'on y trouve fréquemment. Nous savons qu'une partie des cellules de l'îlot subit une fonte cellulaire; cette fonte nous apparaîtra bientôt comme une véritable sécrétion interne. Ne serait-il pas permis de supposer d'après cela que la sécrétion interne du pancréas a une action sur le globule rouge, sur l'hémoglobine du sang, et que le résultat de cette action est la formation d'une ou de plusieurs substances nécessaires à l'organisme. Chez l'adulte ces produits se formeraient dans les vaisseaux; chez l'embryon, grâce à la mobilité des hématies, ils pourraient en outre se former sur place dans certains îlots (îlots à hématies).

Ilots composés. — Mais une autre transformation des masses nous retiendra un instant : c'est celle qui conduit à la formation d'*îlots composés*, par la soudure de plusieurs îlots simples. C'est un cas particulier des *anastomoses* déjà signalées entre les tubes; mais celles-ci sont particulièrement importantes, parce qu'*elles persisteront pendant toute la vie*, parce que *la plupart des îlots de Langerhans de l'adulte leur devront leur forme définitive.*

Déjà sur γ, j'avais aperçu que l'une des anastomoses sur lesquelles j'ai attiré l'attention avait lieu, non pas entre deux tubes, mais entre deux masses pleines à cellules troubles parfaitement caractérisées; sur δ (45 mm.), vers le centre de la glande, nous pouvons observer la soudure de plusieurs de ces masses. Ainsi, sur la figure 83, nous voyons trois îlots pleins simples, *a*, *b*, *c* (ce dernier encore très petit), développés en face les uns des autres sur trois systèmes différents de tubes pancréatiques primitifs, *tpp*. Étant donné que les masses subissent généralement un accroissement de volume considérable, on pourrait déjà déduire, du simple arrangement de trois masses ainsi disposées, qu'à un moment donné elles viendront au contact. La coupe représentée sur la figure suivante (84), qui était la quatrième après celle-ci, nous montre qu'il y a non seulement contact, mais soudure, fusion complète en un îlot trilobé, ayant trois points d'attache sur l'arbre glandulaire. Une ou plusieurs des masses fusionnées peuvent contenir des hématies. L'examen de la série des coupes suivantes montrait de nouveaux lobes s'ajoutant, si bien que notre îlot en avait non trois, mais bien six, avec six points d'attache distincts. Presqu'au contact, mais séparées par un vaisseau, on trouvait plus loin jusqu'à dix autres masses simples, les unes simplement juxtaposées, séparées encore par des capillaires, les autres plus ou moins soudées.

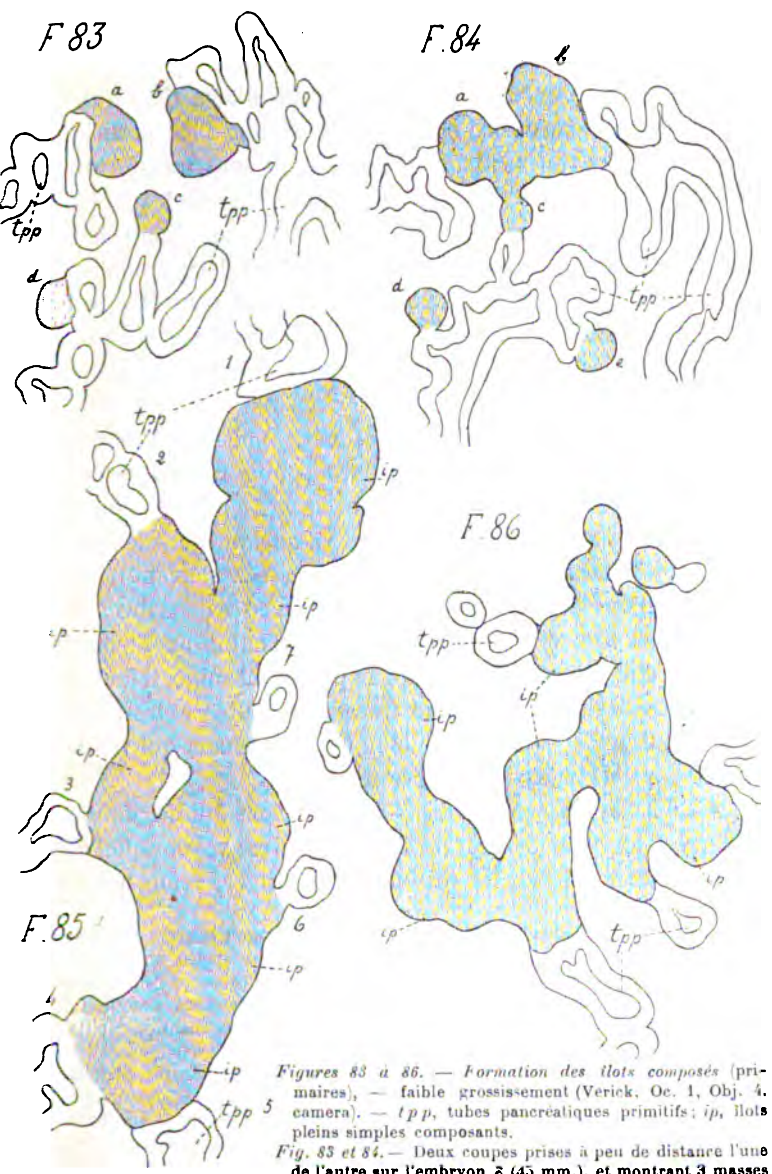
Sur ε, ζ, η, je trouve groupées au centre de l'organe et formant une sorte de substance médullaire, un nombre considérable de grosses masses. Sur ε, ces masses centrales, au nombre de plus de 50 (fig. 78, *ip*), sont presque toutes soudées en quatre groupes ou complexus principaux, en quatre îlots de Langerhans composés [1]. Elles sont disposées contre la tige de l'une des grappes les plus centrales des tubes moniliformes, et de préférence au point de divergence des axes secondaires; l'ensemble de la grappe et de ces

1. Dont plusieurs, très volumineux et attachés aux tubes en plusieurs points étaient déjà dus à la fusion de masses primitives.

masses rappellant grossièrement l'aspect d'une racine de vigne phylloxérée. Tel de ces îlots composés, allongé, lobé, était formé d'une série d'au moins vingt-cinq masses soudées encore distinctes, qui, envisagées sur l'ensemble des coupes sériées, constituaient un amas irrégulier de plus de 2 mm., près de la moitié de la longueur de l'organe. Sur l'une des coupes, représentée fig. 85, la portion visible de l'îlot mesure 6 dixièmes de millimètre de longueur, et près de 2 dixièmes de millimètre (180 μ) de largeur, et montre au moins six masses étroitement soudées. Sur cette même coupe, il se rattachait à sept tubes différents (fig. 85, 1 à 7), et j'en ai compté plus de trente sur les suivantes, ce qui montre que plusieurs des vingt-cinq masses encore distinctes sont dues elles-mêmes à la coalescence de plus petites, car tout îlot simple se développe toujours latéralement sur un seul tube.

Ces énormes îlots composés sont très intéressants, parce qu'ils nous permettent de comprendre ceux de l'adulte. Nous voyons ici comment des amas considérables de cellules troubles peuvent se former par le fusionnement graduel d'îlots simples, nés sur un très grand nombre de tubes différents (et plus tard de cavités sécrétantes). Nous voyons ces tubes rayonner en tous sens autour du complexus, et nous comprenons l'observation très juste du professeur Renaut, signalant chez l'adulte que ces *points folliculaires* (îlots) forment comme des centres autour desquels ses « cordons pancréatiques » semblent s'ordonner, s'empelotonner avant de communiquer avec eux. Enfin, à la suite de ces soudures multiples et de l'accroissement continu de l'ensemble, qui présente encore des caryocinèses, il se fait forcément en beaucoup de points des tiraillements qui allongent certaines parties, en lames, en cordons régulièrement cylindriques ou variqueux; il en résulte alors des images singulières dont la figure 86 donne un exemple, bien propre à faire comprendre aussi les lames et cordons qui existent chez l'adulte.

Un dernier point mérite encore d'attirer l'attention. Lorsqu'un grand nombre de masses simples, mises en regard l'une de l'autre sur des tubes voisins, se rapprochent pour se souder par les progrès de leur propre croissance, il arrive très souvent qu'un vaisseau capillaire se trouve pincé entre deux ou trois masses voisines, et, lorsqu'elles sont soudées, complètement entouré par elles. Il paraît alors traverser l'îlot composé dans une sorte de tunnel; plus rarement même, tunnel et vaisseau se bifurquent. La chose peut arriver



Figures 83 à 86. — *Formation des îlots composés* (primaires), — faible grossissement (Verick, Oc. 1, Obj. 4, camera). — *t p p*, tubes pancréatiques primitifs; *ip*, îlots pleins simples composants.

Fig. 83 et 84. — Deux coupes prises à peu de distance l'une de l'autre sur l'embryon δ (45 mm.), et montrant 3 masses pleines, *a*, *b*, *c*, ayant bourgeonné sur 3 systèmes différents de tubes primitifs. Sur la première figure, ces masses paraissent complètement séparées, mais sur la seconde, on voit qu'elles se sont rencontrées et ont commencé à se fusionner en un point de leur périphérie, pour former un îlot composé irrégulier, *abc*, — *d*, *e*, deux autres îlots simples.

Fig. 85. — Un des plus gros îlots composés de l'embryon ε (65 mm.). Il est en continuité, sur cette coupe, avec 7 tubes pancréatiques différents, et avec plus de 30, en suivant la série. Il est donc formé par la soudure d'une trentaine d'îlots primitivement distincts, fusionnés, en certains points, sans laisser trace de leur multiplicité primitive.

Fig. 86. — Un îlot de même genre, mais de formes encore moins régulières. Embryon ξ (69 mm.).

lors de la soudure de masses creuses, et le vaisseau est alors en certains points suspendu au milieu de l'amas d'hématies. En règle générale, les vaisseaux ainsi emprisonnés ne sont plus perméables pour les globules rouges; par place même, ils sont transformés en cordons pleins, cordons formés ici d'un amas de cellules en pavés, représentés plus loin par une seule cellule fusiforme. Enfin en quelques points ils sont complètement rompus. Il est donc probable que ces vaisseaux s'atrophient; quelques-uns restent peut-être à l'état de cordons pleins. Il en est ainsi du moins sur les masses primaires, car sur les secondaires nous verrons ces capillaires persister bien perméables [1].

On comprendra facilement que des nerfs puissent être emprisonnés de même. Mais le fait est beaucoup plus rare; les cordons nerveux, relativement clairsemés et gros encore à cette époque, sont plus facilement écartés. Pourtant j'en ai vu quelques-uns à demi ou même complètement inclus. Il arrive même assez souvent de trouver des ganglions nerveux plus ou moins enchâssés dans des masses composées, et comme leurs cellules, après fixation au Flemming, se colorent d'une façon assez analogue par la safranine, il faut quelquefois beaucoup d'attention pour tracer les limites entre les deux formations. Ainsi s'explique l'opinion de Langerhans qui tendait à rattacher ses îlots au système nerveux [2].

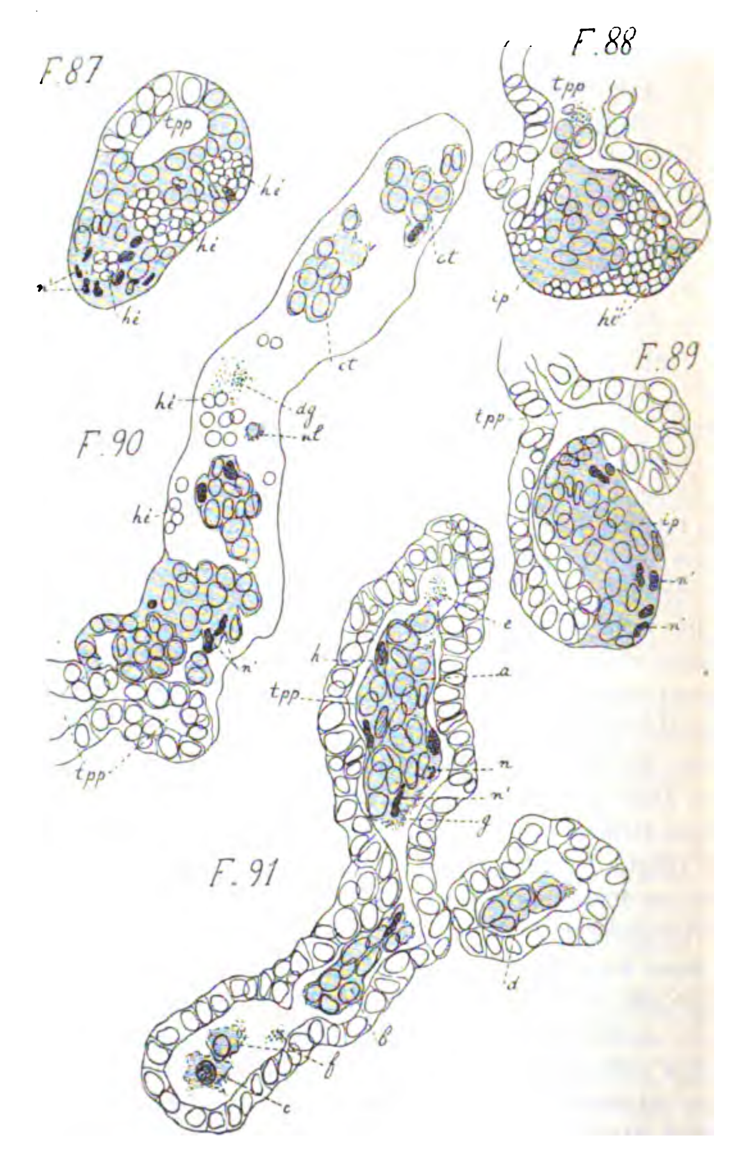
Régression des îlots primaires. — Nous avons étudié, dans leur formation et leur état parfait, les îlots primaires; voyons quel est le terme de leur évolution. Ils cessent de se former, avons-nous dit,

1. Beaucoup de ces images sont très trompeuses, car on croit souvent avoir affaire soit à des pointes vaso-formatives pénétrantes, actives et destinées au contraire à remanier les îlots, soit à des vaisseaux destinés à fournir les hématies centrales de la variété creuse. En observant un grand nombre de cas, et parcourant chaque fois la série des coupes, on se convainct qu'il s'agit bien d'un emprisonnement de capillaires, absolument passifs dans le processus; on assiste à la formation des tunnels et à l'oblitération graduelle des vaisseaux. Ainsi, nous savons que les masses pleines ont généralement à leur périphérie une assise de cellules plus sombres; lorsqu'elles se fusionnent, il persiste longtemps, au point de soudure, une lame simple ou double de cellules sombres : c'est dans cette lame qu'est creusé le tunnel vasculaire.

2. Je n'ai pas parlé encore des ganglions nerveux parce que la partie épithéliale seule de la glande est en question dans ce travail. Je dirai seulement ici que quelques nerfs portant des renflements ganglionnaires pénètrent déjà dans le pancréas de l'embryon γ (28 mm.); mais quelques grosses cellules nerveuses commencent seulement à s'y différencier parmi les amas de petites. Sur δ (45 mm.) les ganglions sont déjà très abondants et disséminés dans tout l'organe. Sur θ les grosses cellules abondent. Sur π elles paraissent complètement différenciées et chacun des nombreux petits ganglions en contient de 1 à 50 environ. — D'autre part, de larges vaisseaux lymphatiques se montrent nettement en grand nombre pour la première fois entre les lobules de o (16 c. 1/2).

sur les embryons de 90 mm. environ; mais que deviennent ceux qui abondent dans la glande à ce moment? Sur θ, pour la première fois (82 mm.), j'ai vu une image singulière et encore isolée, capable de nous renseigner à ce sujet. Une masse pleine, nue, dépourvue de sa propria et formée de cellules petites, serrées, comprimées, se trouvait engagée au milieu d'un large tube pancréatique primitif, dont elle remplissait presque complètement le calibre (comme *a* dans le tube *tpp* de la figure 91). Ce tube ne portait pas de cavités sécrétantes. Plus loin, il contenait dans sa lumière quelques cellules troubles détachées et des débris granuleux. L'embryon ι (87 mm.) est particulièrement intéressant par la présence d'un grand nombre d'images de ce genre, et d'autres non moins caractéristiques. Aux côtés même de quelques masses arrondies, régulières, à belles cellules polyédriques, volumineuses, gonflées, dans des fragments bien fixés sur toute leur étendue, on trouve la plupart des îlots simples ou composés singulièrement modifiés. Dans le cas le plus simple, l'îlot est irrégulier, plus ou moins revenu sur lui-même, flétri, ratatiné (fig. 87, 88, 89). Ses cellules sont plus petites, irrégulières, les unes arrondies, les autres étoilées ou allongées, toutes généralement assez foncées, mais avec des affinités pour le colorant très variées d'élément à élément. Les noyaux, souvent normaux, rarement clairs, gonflés, sont souvent aussi petits, comprimés, anguleux, granuleux et colorables en masse, ou même fragmentés (chromatolyse). Ils apparaissent plus serrés l'un contre l'autre, vu la petitesse relative des cellules, dont les limites ne sont pas toujours nettes. Dans quelques masses à hématies, la coque est réduite à quelques éléments, et la cavité paraît remplie d'un mélange de globules rouges, de cellules troubles, de noyaux libres et de débris cellulaires. Parmi ces îlots, les uns ont conservé leur position normale, les autres, d'abord simplement accolés à la paroi du tube (*tpp*), à la façon d'une goutte liquide à l'état sphéroïdal, sont entrés en rapport plus intime avec cette paroi, s'y étalant largement, à la manière de la même goutte au moment où elle parvient à mouiller le corps sous-jacent (fig. 89). Dans d'autres cas, l'îlot offre les mêmes caractères de régression encore plus marqués; il ressemble parfois à une masse indivise de protoplasma, parsemée de noyaux très serrés, petits, anguleux et colorables en masse (87 et 89); mais de plus, il vient s'invaginer et saillir dans la cavité du tube pancréatique, dont la paroi, tantôt persiste encore, tantôt semble

manquer sur une certaine étendue, ou s'être fusionnée à la substance de la masse, tantôt enfin est réduite à une couche de cellules



Figures 87 à 91. — *Régression des îlots primaires* — Embryon ı (87 mm. — Zeiss, Oc. 4, Obj. ap. imm. 2.0 mm., etc..., camera). — Toutes les parties revêtues de la teinte conventionnelle, *ip*, *ct*, sont des îlots en régression, ou des fragments d'îlots disloqués ; — *tpp*, tubes pancréatiques primitifs, — *hé*, hématies, — *dg*, débris granuleux — *n* noyaux fragmentés, — *n'*, noyaux en régression, anguleux, colorés en masse.

Fig. 87, 88, 89. — Trois ilots en régression, étalés sur la paroi du tube primitif dont ils dépendent et plus ou moins fusionnés avec cette paroi. En 88 et 89, ils font même saillie dans l'intérieur du tube. En 88, l'îlot se dissocie à son sommet saillant, F. 89 représente une masse restée absolument pleine jusqu'au terme de son évolution, F. 87 et 88 des masses envahies au contraire par les hématies.

Fig. 90. — Une forme plus rare d'îlot en voie de destruction. — La substance s'est fragmentée en amas de cellules troubles, *ct*. Une partie de ces cellules a subi une véritable fonte, comme le montre l'existence de noyaux libres, *nl*, et de débris granuleux, *dg*. Des hématies contenues, *hé*, ont été mises en liberté. Une partie probablement de ces débris a déjà été expulsée par le tube pancréatique *tpp*, et il ne reste plus qu'une large poche à moitié vide.

Fig. 91. — Confluent de deux tubes pancréatiques primitifs, dont les différents segments contiennent des débris volumineux, *a*, *b*, ou infimes, *c*, *d*, d'îlots pleins, libres dans la lumière, et en voie d'élimination. Dans ces débris, rarement des cellules distinctes, *h* ; généralement des éléments plus ou moins fusionnés, les uns bien limités, les autres se dissociant en granules, *e*, *c*, *f*, *g*. Noyaux, les uns normaux, les autres anguleux colorés en masse *n'*, quelques-uns fragmentés, *n*.

aplaties disjointes par places (88 et 89). Enfin les choses peuvent être plus avancées encore, et la masse, toujours saillante, être à demi dissociée, fragmentée. D'autre part, des fragments constitués par des amas cellulaires, des cellules isolées, déchiquetées, ou même des noyaux libres et des débris granuleux, parfois mélangés à des hématies provenant des masses creuses, se retrouvent au loin dans un grand nombre de canaux. C'est un fragment de ce genre que nous avions trouvé d'abord sur θ; on en aperçoit plusieurs autres dans le tube primitif de la figure 91.

Dans quelques cas, l'îlot peut se dissocier sur place, n'évacuant que peu à peu ses débris dans les tubes. Ainsi j'ai trouvé des îlots dans lesquels les cellules centrales étaient seulement dissociées et déchiquetées, et à côté de ceux-ci, des formes plus avancées, des sortes de vastes poches limitées par quelques noyaux de la propria seulement, contenant un liquide où flottaient les mêmes éléments que précédemment, amas cellulaires libres ou encore adhérents à la paroi, cellules isolées, débris granuleux, etc. (fig. 90). La poche était en communication avec un canal. Sur les parois, on retrouvait la coupe des vaisseaux capillaires, immédiatement tangents, faisant même généralement saillie dans la cavité. Il est donc probable que ces vaisseaux contribuent à la résorption du contenu liquide. On retrouvait des faits analogues sur l'embryon κ (90 mm.), et quelques-uns encore sur λ (95). Nous pouvons en conclure, je crois, qu'à un certain moment, sur les embryons de 80 à 95 mm., la plupart des masses primaires, sinon toutes, subissent peu à peu une régression complète, à mesure qu'elles sont remplacées par les secondaires et que leurs débris sont expulsés par les tubes pancréatiques pri-

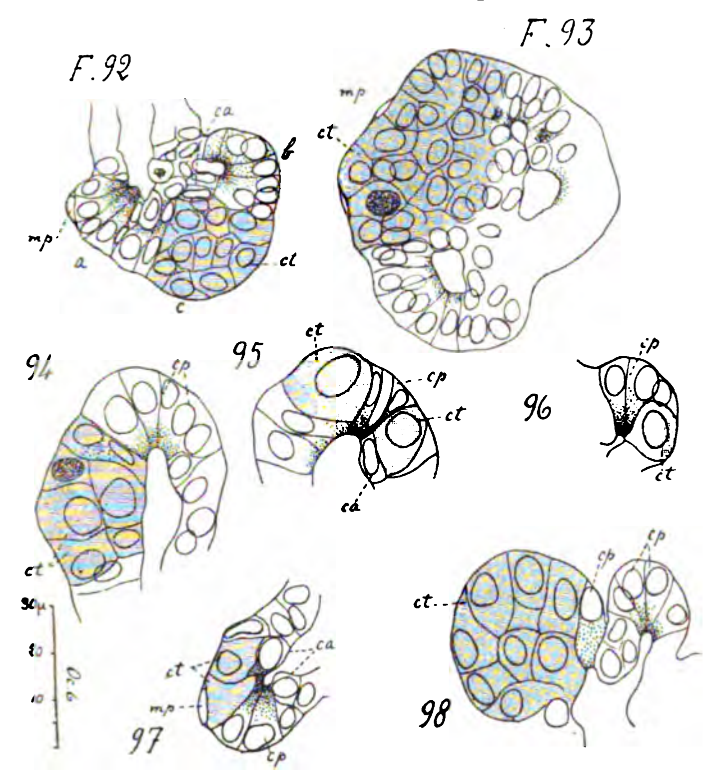
mitifs et les canaux [1]. Sur des embryons du même âge, et même plus avancés, j'ai observé en outre, en plusieurs points, une sorte de mue des canaux, qui, par un phénomène analogue, perdent leur épithélium. Les lambeaux membraneux et à cellules claires, toutes en place, qui en résultent étaient faciles à distinguer des débris provenant des îlots, avec lesquels il ne faut pas les confondre.

Formation des premiers îlots secondaires. — Voici donc une première série d'îlots de Langerhans, nés des tubes pancréatiques primitifs indifférents, et qui, après une durée assez longue, disparaissent par régression de leurs éléments et expulsion des débris. Ce n'est plus des tubes primitifs, en train de subir une transformation complète, que naîtra la nouvelle génération d'îlots destinés à les remplacer à mesure qu'ils s'atrophient, mais des cavités sécrétantes elles-mêmes.

La différenciation des îlots secondaires, ébauchée en quelques points sur l'embryon ι (87 mm.), est évidente en un très grand nombre d'acini sur les deux embryons suivants (κ et λ, 90 et 95 mm.). Ici, les cavités sécrétantes simples sont déjà très abondantes, les cavités lobées beaucoup plus rares ; la transformation s'opère aux dépens des unes et des autres. Dans les préparations colorées à la safranine, on constate en beaucoup de points la présence, parmi les cellules à grains d'une même cavité, d'éléments troubles, volumineux, saillants à la surface, isolés ou réunis par petits groupes (fig. 92 à 98). Ce dernier cas est particulièrement intéressant quand il se présente sur une cavité multiple, trilobée par exemple (fig. 92 et 93). La figure 92 représente un acinus de ce genre dont le lobe moyen (*c*) est transformé en un amas de grosses cellules polyédriques troubles. Souvent, au point où un amas de ce genre se continue avec la paroi normale de l'acinus, on trouve des formes intermédiaires, des éléments passant de la pyramide au polyèdre régulier, et dont les noyaux perdent leur orientation radiée caractéristique autour du centre du cul-de-sac et s'arrondissent davantage. Dans ces cellules de passage (fig. 92, cul-de-sac *b*), les

1. J'ai trouvé une fois, dans un canal, un volumineux fragment de masse nettement en régression, mais contenant en plusieurs points des cellules à grains plus ou moins régulièrement disposées en culs-de-sac. J'ai trouvé d'autre part, sur des masses primaires encore en place, et notamment sur des masses à hématies, des cellules prismatiques disposées régulièrement à la périphérie avec noyaux rejetés vers la base, et souvent granuleuses. Je vois dans ces faits une tendance de certaines masses primaires à se transformer en acini; je ne saurais dire si un certain nombre d'entre elles peuvent y arriver. C'est en tout cas une transition intéressante.

granules de zymogène n'ont plus la même réfringence, ils sont plus petits, écartés, moins massés vers la pointe. Dans certaines,



Figures 92 à 98. — *Formation des premiers îlots secondaires.* — *ct*, cellules troubles; *cp*, cellules principales des acini; *ca*, centro-acineuses; *mp*, cellules de la membrane propre.

Fig. 92 et 93. — Deux cavités sécrétantes trilobées, dont le lobe médian est en train de se transformer en îlot plein. Sur 92, plus net, le cul-de-sac ou lobe *a* est encore indemne; *b* montre la dispersion des grains de zymogène dans toute la cellule; le troisième, *c*, est déjà transformé en un amas de cellules troubles. Sur les bords de cet amas, surtout en 93, on trouve des formes de transition et une orientation caractéristique des noyaux. — Embryon λ, 95 mm. et x, 90 mm. — Zeiss, Oc. 4, Obj. ap. imm. 2.0 mm., camera). Sur les bords de l'amas trouble, la teinte devrait aller en se dégradant sur les cellules voisines.

Fig. 94 à 98. — Quelques fragments de coupes, dessinés à un plus fort grossissement (Zeiss, même objectif, Oc. 6), et montrant les premières tentatives de formation d'îlots aux dépens d'acini très simples et nouvellement développés. (Embryon x, 90 mm.) Parfois, dans ce cas, la transformation en cellules troubles des cellules principales de l'acinus ne porte d'abord que sur quelques éléments (fig. 95, 96, 97, *ct*) dont les modifications ne sont que plus nettes. — En 94, une moitié de l'acinus est déjà transformée, et sa paroi, épaisse en ce point, est, en même temps, en prolifération active. En 98, deux acini voisins; sur le plus gros, une seule cellule n'a pas encore subi la transformation complète.

il est difficile d'affirmer leur existence. On trouve, d'autre part, de très nombreuses masses de moyenne taille, bien arrondies, formées

d'éléments gros et gonflés, et dans lesquelles parfois, de place en place, vers le point d'insertion notamment, on aperçoit une cellule à grains, très nette, isolée (fig. 98, *cp*). Tous ces faits plaident en faveur de la transformation graduelle d'un grand nombre de cavités en îlots pleins. Mais, dira-t-on, ne pourraient-ils être interprétés en faveur de la transformation inverse d'une partie des masses primaires en acini? Non, car les masses primaires sont presque toutes actuellement volumineuses, ont des cellules plus petites et plus foncées, le plus souvent avec des caractères de régression plus ou moins marqués; tandis que jamais encore nous n'avions observé d'éléments troubles aussi peu foncés, aussi volumineux et gonflés, et, pourrions-nous dire, aussi pleins de vitalité qu'ils le paraissent dans ces îlots de nouvelle formation. Non surtout, car on rencontre sur x de nombreux petits acini à l'état de simples culs-de-sac à peine individualisés, constitués seulement par quelques cellules encore pauvres en zymogène, et, parmi ces culs-de-sac, beaucoup contiennent aussi des cellules troubles, isolées ou groupées et des cellules intermédiaires (fig. 94 à 97).

L'examen de ces très petits et très jeunes acini est particulièrement instructif. Il l'est d'autant plus que souvent la métamorphose n'y est qu'ébauchée. Quelques cellules seulement, disséminées parmi les autres, commencent à subir la transformation trouble. Leur évolution n'est que plus nette. L'emploi de l'hématoxyline est particulièrement à recommander pour cette étude, à cause des différences de coloration qu'elle accuse dans les éléments en voie de transformation. Après avoir examiné avec ces précautions un grand nombre de cavités de petite taille, je crois pouvoir décrire ainsi les changements successifs. Dans la cavité sécrétante normale (fixation au Flemming), le corps protoplasmique se colore par l'hématoxyline en un beau violet gris, et les grains de zymogène en orangé par addition d'éosine. Lors de sa métamorphose, l'élément, quand il est isolé au milieu de cellules encore au repos, et libre de ses mouvements, s'éclaircit, se gonfle, et tend à s'arrondir. Sa base fait une légère saillie à la périphérie du cul-de-sac ; ses parois latérales dépriment les cellules voisines; sa pointe se rétracte, et souvent n'arrive plus jusqu'à la lumière (fig. 95). Le noyau grossit également, s'arrondit et vient se placer au centre de l'élément [1]. Les

1. Souvent j'ai remarqué, mais à un âge plus avancé, que, dans les cellules se préparant à la métamorphose, les gros nucléoles sont plus volumineux, parfois même on

grains de zymogène s'écartent les uns des autres, et souvent ils dépassent ainsi la région du noyau, s'éparpillant dans toute la cellule. En même temps, ils diminuent de volume et perdent en réfringence. Enfin, l'on trouve des éléments où les grains sont encore distincts, mais un peu flous, et où le corps vire au rouge, et, en dernier lieu, les cellules troubles caractéristiques, à teinte rouge lie de vin (fig. 95, 96, *ct*). Celles-ci ne tardent pas à proliférer, car on y voit souvent des figures caryocinétiques.

Tel paraît être le processus de la métamorphose des cellules suivi dans le cas le plus favorable. On comprend qu'il soit moins net quand il se manifeste sur un grand nombre d'éléments voisins qui se compriment réciproquement et prennent la forme polyédrique. Comme ces éléments augmentent de volume et se multiplient, ils se disposent sur plusieurs couches, forment dans la paroi épaissie de l'acinus une sorte de tumeur saillante au dehors et au dedans. L'épaississement gagne peu à peu le pourtour, la lumière s'efface, et la cavité sécrétante se trouve transformée en un îlot plein. Comme souvent, à cet âge, elle est déjà pédiculisée, l'îlot se trouve également appendu à un pédicule creux. Cette particularité est mieux marquée plus tard (o, π), quand chaque acinus possède un émissaire long et étroit.

Que sont devenues les cellules centro-acineuses pendant cette transformation ? L'extrémité du pédicule, quand il existe, forme un cul-de-sac entouré par une couche continue de cellules claires : ce sont les centro-acineuses les plus voisines du col, qui semblent avoir été expulsées de l'acinus au moment où il devenait plein. Mais en plusieurs points (sur π notamment), il m'a semblé que les centro-acineuses les plus engagées dans la cavité prenaient graduellement l'aspect trouble ; il y a un moment où il est impossible de tracer

n'en trouve plus qu'un très gros au centre; tandis que, dans les cellules troubles bien constituées, on trouve au contraire trois, quatre nucléoles relativement petits et un très grand nombre de petits grains de nucléine. Il semble donc qu'avant la transformation la paranucléine augmente, et que, la transformation accomplie, l'augmentation porte au contraire sur la nucléine. Mais que sont devenus à cette époque les gros nucléoles du stade précédent? J'ai observé quelquefois, notamment sur les coupes de λ colorées à l'hématoxyline, un petit croissant jaunâtre coiffant la base du noyau, et rappelant le *Nebenkern* décrit ailleurs. Ne serait-ce pas un véritable noyau accessoire provenant de ce nucléole? Je n'ai pas poussé assez loin les observations en ce sens pour insister, et je garderai la plus grande réserve sur ces formations tant que je n'aurai pu les étudier sur de meilleurs objets. Le mouton est particulièrement défavorable, parce que la cellule pancréatique, au lieu d'avoir un seul gros nucléole, comme cela est le cas chez beaucoup d'espèces, en possède plusieurs relativement petits.

une limite précise entre elles et les cellules propres de l'îlot (fig. 92, *ca*). Je crois donc qu'une partie d'entre elles peut s'ajouter à la substance de l'îlot par une métamorphose directe en cellules troubles, analogue à celle de leurs devancières les cellules des tubes pancréatiques primitifs. Cette propriété persiste-t-elle plus tard chez l'adulte, lorsque les centro-acineuses, plus différenciées, sont devenues minces et allongées? C'est ce que je ne saurais encore dire[1].

La formation des masses secondaires est beaucoup plus rapide que celle des masses primaires. Ce qui nous le prouve, c'est le grand nombre des acini en transformation et le grand nombre des îlots à la période d'état, que l'on rencontre sur les embryons $\varkappa$, λ, μ, malgré la disparition de la plupart des primaires; c'est la présence de cellules granuleuses encore non modifiées dans certains îlots secondaires, c'est la richesse en caryocinèses de ceux-ci, c'est enfin la présence de complexus de nouvelle formation, constitués par l'agglomération de masses serrées, mais encore arrondies, qui n'ont pas eu le temps encore de se souder largement ni de se modifier par pression réciproque. Déjà sur les embryons $\varkappa$ et λ, le nombre des îlots jeunes, reconnaissables comme tels, est considérable. La plupart sont simples, pleins, arrondis. Ils présentent comme structure, comme vascularisation, les mêmes caractères essentiels que les îlots primaires, et ce que nous avons dit des uns est applicable aux autres. Insistons pourtant sur ce fait que leurs éléments constituants sont généralement plus gros et plus clairs; les cellules foncées, quand elles existent, ne sont plus que rarement disposées en une coque régulière, et souvent disséminées dans la masse. En beaucoup de points aussi, les îlots simples se sont rapprochés et soudés de la même façon que précédemment, pour former des îlots composés. Et, au voisinage de ces derniers, on voit souvent la transformation continuer à gagner manifestement de proche en proche, par la métamorphose des culs-de-sac les plus voisins. Enfin, l'on aperçoit aussi quelques-uns de ces îlots se creusant au centre et se remplissant d'hématies. Ici encore, le phénomène semble être plus rapide, car on voit parfois une cavité

1. On trouve en certains points, relativement rares, tout au début du phénomène de la métamorphose, sur l'embryon ι, des images qui semblent relier les masses primaires aux secondaires. C'est-à-dire qu'on voit des acini incomplètement formés (quelquefois encore à l'état de bourgeons pleins, à cellules pyramidales radiées, mais sans grains de zymogène) subir déjà la transformation en îlots troubles.

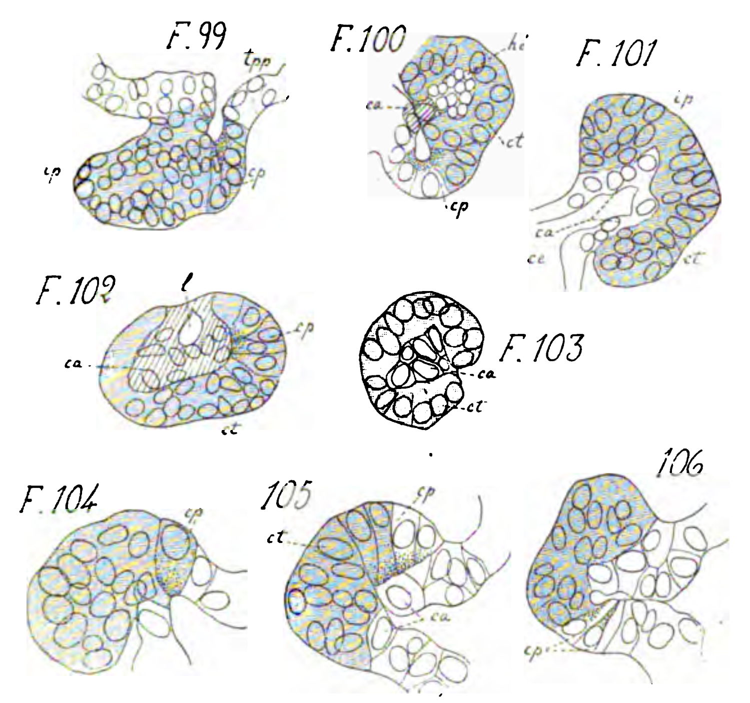
centrale déjà assez considérable et remplie d'un liquide incolore, où flottent, à demi détachées, quelques cellules troubles en régression : et pourtant quelques hématies seulement y ont pénétré. On croirait alors avoir sous les yeux de véritables vésicules closes, assez comparables à celles de la thyroïde.

Régression des îlots secondaires, reconstitution des acini. — La période d'état des premiers îlots secondaires nous étant ainsi déjà connue par l'étude détaillée que nous avons faite des primaires, nous pouvons arriver de suite à leurs transformations ultimes. C'est sur les embryons ν, ξ, ο (11 cent. 1/2, 14 cent. et 16 cent. 1/2), et particulièrement sur le premier, que nous les trouverons. Ce qui nous frappe d'abord, en parcourant les préparations de ν, c'est que les nouveaux îlots sont, il est vrai, beaucoup plus nombreux que les primaires, mais en général, plus petits et beaucoup plus disséminés en toutes les parties de la glande. Les simples prédominent, les composés sont relativement rares. Or, parmi ces masses encore petites, simples, de formation récente, on en trouve un grand nombre en régression évidente. Cela nous montre encore que, si elles se forment en de plus nombreux points que les primaires, leur évolution est aussi beaucoup plus rapide. Nous reconnaissons ici les îlots en régression à quelques-uns des mêmes caractères que précédemment, avec quelques variantes (fig. 99 à 101, et 104 à 106). Ils sont un peu flétris, irréguliers, revenus sur eux-mêmes, ce qui contraste avec l'état gonflé et rebondi sous lequel ils se présentaient sur les embryons précédents, et sous lequel se présentent encore beaucoup de masses voisines. Leurs cellules sont petites, mal limitées. L'îlot entier paraît souvent être une masse unique de protoplasme, parsemée de nombreux noyaux serrés, presque confluents, variés de forme, et très inégaux de taille. A la manière des îlots primaires, ils sont ramassés contre la paroi du canal ou sur le pédicule encore très court qui les supporte. Il semble donc qu'ils vont s'éliminer de la même façon. Pourtant, il n'en est rien. Les aspects précédemment observés, masses plus ou moins dissociées engagées ou à demi engagées dans un canal, nombreux canaux remplis de cellules isolées ou groupées, d'hématies ou de débris, ne se retrouvent plus ici. Bientôt d'ailleurs, les derniers segments des canaux (pièces intercalaires) deviendront trop étroits pour que pareille chose puisse se reproduire. Nous voyons bien, en certains points, l'îlot s'ouvrir sur le canal ou sur

son pédicule, et la lumière de celui-ci y pénétrer (fig. 99) ; mais cette lumière est limitée par un trait net et bordée de cellules entières. Souvent elle est entourée déjà, sur un certain parcours, d'éléments plus clairs en continuité avec ceux du pédicule, et dont les noyaux tendent à s'orienter dans le même sens : elles ont les caractères des centro-acineuses (fig. 101). Ailleurs, les éléments qui bordent cette lumière ont, sur un faible parcours, pris la forme pyramidale (fig. 99, 104, 105, 106); leur noyau a gagné la base, et leur sommet présente, ou bien cet aspect sombre et grossièrement granuleux, qui, lors de la naissance des culs-de-sac, a précédé l'apparition du zymogène, ou même quelques grains réfringents, nets, tout à la pointe (fig. 99, 102, 105). Nous ne pouvons donc y voir qu'une portion de paroi de cavité sécrétante en voie de reformation aux dépens de l'îlot plein. Que ces changements s'étendent de proche en proche, et l'acinus entier sera bientôt reconstitué. D'autres fois, et les choses se présentent ainsi sur les embryons plus âgés, l'îlot reste d'abord plein, mais simultanément dans toute son étendue, les cellules périphériques tendent à devenir pyramidales, et se chargent à la pointe de grains de zymogène (fig. 103), tandis que les cellules centrales, en continuité avec celles du canal, s'éclaircissent et prennent de moins en moins les colorants. La lumière apparaît secondairement entre elles (fig. 102). Le dernier cas surtout, nous montre que les centro-acineuses de la nouvelle cavité sécrétante peuvent dériver directement en majeure partie des cellules troubles centrales de l'îlot. La transformation subie par celles-ci s'étend à la périphérie, vers le point où se trouvent les cellules du canal et les centro-acineuses du col qui avaient pu être exclues au moment de la formation de l'îlot.

Enfin, on rencontre des symptômes évidents de reconstitution des acini jusque sur les masses où l'on n'aurait guère eu, à priori, l'idée de les chercher tout d'abord, sur les îlots à hématies. J'ai trouvé, en effet, sur ν et ξ notamment (fig. 100), des îlots composés nettement en voie de régression, à cellules dissociées par places, et dont une partie était occupée par des amas d'hématies, seules ou mélangées à des cellules troubles. Or, en certains points, les éléments troubles de la coque, ou paroi de la masse creuse, avaient pris les caractères des cellules sécrétantes et étaient bourrées de zymogène à la pointe ; en d'autres, des centro-acineuses s'étaient différenciées, mises en continuité avec le canal, et, par places, les

hématies se retrouvaient jusque dans la lumière d'une cavité nouvellement formée et encore incomplète.



Figures 99 à 106. — Premières reconstitutions d'acini aux dépens d'îlots pleins secondaires. (Zeiss, même objectif : les 5 premières figures dessinées à la chambre claire avec l'oculaire 4, les 3 dernières avec l'oculaire 6.) — Sur la figure 101, il existe déjà un véritable canal excréteur, *ce* ; sur les autres, acini et îlots sont encore sur des tubes élargis, irréguliers et à parois épaisses, représentant des tubes pancréatiques primitifs qui commencent seulement à se transformer en canaux excréteurs. — Mêmes lettres.

Fig. 99. — Embryon v, 115 mm. — Petit îlot secondaire arrivé au terme de son évolution (territoires cellulaires indistincts, noyaux inégaux serrés). Mais la régression ne va pas plus loin ; et, à droite, une cavité se montre dans son épaisseur, autour de laquelle s'ordonnent radiairement des cellules, *cp* ; du zymogène commence à se reformer dans celles-ci.

Fig. 100. — Embryon v. — Un îlot à hématies, dont les cellules sont, en bas (cp), en train de reformer un acinus.

Fig. 101. — Embryon o. — Ilot où les cellules périphériques, encore troubles et sans granules, commencent à reprendre la direction radiée autour d'une cavité centrale ; les cellules bordant cette cavité forment déjà une rangée de centro-acineuses claires, *ca.*

Fig. 102. — Embryon o. Ilot analogue, mais plus avancé : zymogène dans une partie des cellules périphériques.

Fig. 103. — Embryon p. — Petit îlot où les cellules centrales, éclaircies, forment déjà un groupe plein, très net, de centro-acineuses.

Fig. 104, 105, 106. — Embryon v, 3 coupes successives dans un petit îlot plein, à cellules indistinctes, à noyaux serrés, très avancé dans son évolution, par conséquent qui, sur les bords, reprend peu à peu les caractères d'une cavité sécrétante.

Voici donc, en résumé, toute une première poussée d'îlots pleins secondaires, nés de cavités sécrétantes, et dont la plupart, après

une évolution assez rapide, redeviennent cavités sécrétantes. Cette évolution n'est pas terminée qu'une nouvelle poussée a commencé, marquée surtout sur l'embryon π; de sorte que, à partir de maintenant, sur les fœtus de plus de 15 centimètres, il existe un mélange de formes appartenant à tous les stades de ces métamorphoses. Nous pouvons ajouter qu'il en sera de même durant toute la vie. La distinction entre ces stades devient quelquefois malaisée quand il n'existe pas de caractères très tranchés, presque impossible même, quand la fixation est imparfaite. En règle générale, on reconnaîtra un îlot en pleine métamorphose régressive à ses noyaux serrés et irréguliers de forme et de taille, noyés dans une masse protoplasmique qui semble unique [1], à la présence fréquente, à un stade plus avancé, d'une masse centrale pleine de cellules claires, entourée de cellules à grains de zymogène, enfin souvent, chez des embryons plus âgés, à la régularité de différenciation de ces éléments. Ils apparaissent, régulièrement ordonnés, presque simultanément sur toute la périphérie de la masse, tandis que, dans la formation des îlots, la métamorphose inverse atteint les cellules principales une à une, et l'on trouve souvent, au milieu d'un amas d'éléments troubles non douteux, quelques cellules à grains, isolées, dirigées en tous sens, ou quelques fragments de culs-de-sac qui n'ont encore subi aucune modification. Je ne puis insister davantage sur ces distinctions, parce qu'elles varient un peu avec l'âge de l'individu, parce qu'elles doivent varier encore plus chez les animaux adultes d'espèces différentes (autant que j'en puis juger d'après les documents que je possède); et l'on ne pourra établir de règles définitives qu'après l'étude de plusieurs de ces espèces. Il suffit ici que nous puissions reconnaître les deux formes ultimes de l'évolution des îlots toutes les fois qu'elles sont bien tranchées, et il était particulièrement important de le faire sur la première génération de ces masses, encore simples pour la plupart.

Elles vont bientôt se compliquant, à mesure que se compliquent les cavités sécrétantes; et leur évolution semble même favoriser singulièrement la lobation et la division de ces dernières. Nous avons vu que les cellules d'un îlot formé aux dépens d'une cavité

1. Dans l'îlot en formation, au contraire, les cellules sont régulières, grosses, gonflées, généralement bien limitées, à noyaux écartés les uns des autres, et à peu près de même taille.

sécrétante simple ne cessent de proliférer. Il en résulte que, lors d'une reconstitution, la cavité résultante est plus grande, et que, dès le commencement de la métamorphose, elle montre plusieurs lobes (fig. 61). Si la masse s'est considérablement accrue, elle donne même naissance non à une, mais à plusieurs cavités nouvelles. Il en est de même, à plus forte raison, si l'îlot provient d'une des grandes cavités lobées que nous avons précédemment étudiées (et cela arrive souvent, car on voit des cavités sécrétantes envahies par la transformation trouble à toutes les périodes de leur développement). Il en est de même surtout si l'îlot est composé et provient de la soudure de plusieurs masses simples, dues à la transformation simultanée ou progressive de plusieurs cavités voisines. Et de fait, dans les volumineux îlots secondaires qu'on retrouve fréquemment à partir de la taille de 20 centimètres environ, on voit, lors de la reconstitution, les cellules à zymogène se différencier, non en une circonférence continue tout autour de l'îlot, mais en une série d'arcs séparés qui donnent naissance chacun à une cavité, tandis que les cellules intermédiaires se transforment en cellules des canaux. C'est ainsi que se divisent les acini analogues à ceux de la figure 66, et l'on comprend que l'état un peu indifférent par lequel passent les éléments à ce moment, avant de devenir les uns cellules principales, les autres centro-acineuses ou cellules de canaux, favorise singulièrement la lobation et la division des cavités, et par conséquent la croissance de la glande. D'un seul îlot peut naître tout un petit lobule d'acini.

Nous venons de dire qu'à partir d'une certaine taille (20 à 25 cent.) le caractère des îlots se modifie et qu'il s'en forme surtout des composés. Ces îlots sont assez généralement arrondis, et leur contour régulier ferait prendre souvent les plus petits d'entre eux pour des masses simples, si on ne surprenait celles-ci aux différents stades de leur fusionnement. Mais un caractère essentiel les distingue des îlots composés primaires : au lieu de s'atrophier plus ou moins, les vaisseaux emprisonnés lors de la soudure des masses simples originelles restent perméables, larges, variqueux, tortueux, comme ceux qui courent à la surface des masses simples. Par conséquent, si nous examinons un îlot composé sur un fœtus un peu avancé en âge, non seulement nous retrouverons un réseau serré de larges vaisseaux formant une sorte de résille d'enveloppe, mais de cette résille, nous verrons se déta-

cher des vaisseaux pénétrants, tortueux, offrant çà et là de larges dilatations soudaines qui admettent cinq à six hématies de front. Leur ensemble représente une sorte de glomérule, analogue à ceux décrits par Kühne et Lea (44) chez les mammifères adultes. Ces vaisseaux s'aperçoivent dans une simple dilacération grossière de la glande (la fig. 79 en montre deux). Ils se voient mieux encore sur les coupes. Ainsi, sur l'un de nos embryons, σ (23 cent. 1/2), très favorable pour cette observation parce que tous les vaisseaux, fixés à l'état de réplétion, présentaient une belle injection naturelle, on voyait à côté d'îlots pleins simples, uniquement entourés de vaisseaux périphériques coupés en divers sens (fig. 80), des îlots pleins composés (fig. 81), où, du réseau superficiel, se détachait un réseau profond parcourant un labyrinthe de tunnels creusés à travers la masse de cellules troubles. Nous avons observé de nombreuses images montrant l'emprisonnement graduel de ces vaisseaux. On constate en outre, sur la figure 81, que, dans l'îlot composé arrondi en pleine période d'état, on ne voit souvent plus trace des îlots simples originels, étroitement fusionnés. On les reconnaît seulement, grâce aux données précédentes, dans les lames, les cordons cellulaires qui paraissent, sous les coupes, séparer deux vaisseaux voisins. Dans la réalité, il n'y a ni lames ni cordons distincts, et ces îlots sont constitués par un amas volumineux unique de cellules troubles, spongieux, pour ainsi dire, puisqu'il est creusé d'un labyrinthe de larges tunnels, de calibre irrégulier, où serpentent les vaisseaux ; de la même façon que le lobule hépatique est, au demeurant, une masse unique de cellules creusée d'un système de tunnels vasculaires rayonnants, anastomosés et plus régulièrement disposés. Dans quelques-uns de ces tunnels pénètrent quelques éléments conjonctifs ; mais, le plus souvent, le vaisseau est directement au contact de l'épithélium. Le sang contenu n'est donc séparé de ce dernier que par l'épaisseur d'un endothélium vasculaire un peu modifié, à noyaux plus gros, plus nombreux et moins aplatis qu'ailleurs, à caractères plus embryonnaires, en un mot, et par conséquent plus perméable.

Quelques-uns des îlots composés atteignent, sur les fœtus de plus de 20 centimètres, les dimensions considérables de 4 à 5 dizièmes de millimètre, et représentent souvent un lobule entier transformé. Sur σ j'ai noté, en un point, l'existence de deux gros îlots de cette taille, accolés l'un à l'autre, et dont l'ensemble formait une masse

de près d'un millimètre, parfaitement reconnaissable à l'œil nu sur les préparations. Quand ils sont envahis dans leur totalité ou leur presque totalité par les hématies, ils forment ces petites poches remplies de sang, et si faciles à voir, que nous avons signalées en examinant le pancréas frais.

L'histogénie et les hypothèses sur le rôle des ilots. — Nous sommes arrivés, en suivant le développement progressif des ilots de Langerhans, à des formations analogues, par leur volume et les principaux traits de leur structure, à celles que l'on connaît chez un grand nombre de mammifères adultes, d'après les travaux de Langerhans, Kühne et Lea, Renaut, Lewaschew, Harris et Gow, etc..., à celles que Dogiel a signalées, et que nous avons récemment observées nous-même chez l'homme (*Soc. de Biologie*, octobre 1894). Notre but ici étant uniquement de relier ces formes adultes aux formes embryonnaires, et de chercher à expliquer les unes par les autres, nous ne nous attarderons pas à maints détails intéressants de cette structure chez le fœtus âgé. Ils trouveront place, comme termes de comparaison, dans une courte étude de l'adulte.

Mais nous ne devons pas quitter ces formations singulières sans nous demander si leur développement, suivi pour la première fois ici, ne peut nous éclairer quelque peu sur leur signification et leur rôle, encore inconnus. Examinons d'abord les différentes hypothèses proposées, et voyons jusqu'à quel point elles s'accordent avec les données histogéniques.

Nous pouvons répartir en deux groupes les auteurs qui se sont occupés des ilots. Pour les premiers, ce sont des amas cellulaires non épithéliaux et sans continuité avec l'épithélium glandulaire; pour les seconds cette continuité existe, et la nature épithéliale n'est pas douteuse.

Les premiers [1], ou ne se prononcent pas sur la nature de ces organites (Langerhans), ou en font des follicules clos (Kühne et Lea), voire des pseudo-follicules de nature indéterminée (Podwyssotski). Nous ne pouvons assurément suivre aucun de ces auteurs, puisque nous avons vu les ilots naître de l'épithélium, y rester attachés, conserver un caractère franchement épithélial d'un bout à l'autre de leurs métamorphoses, et reformer des acini. On peut

1. Langerhans (53), Kühne et Lea (44), Gibbes (26). Podwyssotski (75) ne dit pas, dans son résumé en allemand tout au moins, s'il s'agit d'épithélium ; nous pouvons pourtant le rapprocher de ces auteurs.

certainement rapprocher les faits étudiés par nous de ceux décrits par Retterer [1] dans le développement des amygdales et des plaques de Peyer, et confirmés depuis par d'autres auteurs. Dans l'un et l'autre cas, en effet, on assiste à la formation de glandes closes aux dépens d'éléments épithéliaux. Pourtant il importe d'établir entre eux une distinction fondamentale. Dans les glandes closes citées, le caractère épithélial se perd lors de la métamorphose et ne réapparaît plus ; les éléments se mêlent aux éléments conjonctifs pour constituer un nouveau tissu tout particulier. Dans le pancréas, au contraire, nous avons simplement des groupes épithéliaux qui changent *temporairement* de forme et de structure, des acini qui temporairement deviennent pleins, sans se laisser attaquer ni dissocier par d'autres tissus [2].

Les auteurs qui admettent la nature épithéliale des îlots [3], sont loin d'être d'accord sur leur signification. Pourrons-nous maintenant supposer, avec Harris et Gow, qu'ils sont spécialement chargés de former l'un des éléments de la sécrétion externe, l'un des ferments ou les carbonates alcalins du suc pancréatique? Évidemment non, car nous ne voyons point de canaux *perméables* pénétrer dans ces masses, souvent volumineuses, à une distance suffisante pour aller recueillir ces produits de sécrétion. Et pourquoi encore, dans ce cas, les îlots se développeraient-ils abondants, de si bonne heure, chez des embryons de 13 à 18 mm., bien avant la formation des acini et des cellules à zymogène?

Restent les hypothèses de Lewaschew, de Dogiel et de Renaut. Lewaschew a le premier suivi, chez le chien, la transformation des acini en îlots pleins. Tout ce que nous avons dit ici confirme donc pleinement ses données. Il croit même, tout en étant moins affirmatif à cet égard, voir les masses pleines, au bout d'un certain temps, reconstituer des acini. Nous apportons ici de nouveaux documents à l'appui ; et, par conséquent, nous nous séparons de Dogiel, qui admet la première partie des faits décrits par Lewaschew, et rejette la seconde, pensant que les masses pleines sont des points

1. Retterer, *Des glandes closes dérivées de l'épithélium digestif*, Journ. de l'Anatomie, 1893, etc.

2. Peut-être pourrions-nous ajouter ici l'opinion de Gibbes, qui voit dans ces organites les restes de tissu embryonnaire, « the remain of embryonic tissue ». Lewaschew a indirectement répondu, en montrant qu'à tout âge apparaissent de nouveaux îlots et que l'on peut, chez l'adulte, faire diminuer ou augmenter leur nombre à volonté. Nous avons montré d'autre part que ce ne sont pas des bourgeons d'accroissement.

3. Saviotti, Renaut, Lewaschew, Harris et Gow, Dogiel.

en régression, des « points morts » de la glande, destinés à disparaître [1]. Mais il est un moment où nous devons aussi nous séparer de Lewaschew; c'est précisément quand il cherche à interpréter le rôle des îlots. Après chaque phase d'excrétion, dit-il en substance, la cellule sécrétante a besoin d'une phase de repos, bien décrite par Heidenhain, et pendant laquelle elle reforme son matériel de sécrétion; après une période d'activité prolongée, constituée par une longue série ininterrompue de phases d'excrétion et de repos, la même cellule a besoin d'une régénération plus complète, et c'est alors que l'acinus se transformerait en un îlot plein, pendant la durée duquel les éléments sécréteurs subiraient une sorte de rajeunissement.

Cette explication peut contenir une part de vérité, en ce sens qu'au stade îlot plein, des substances peuvent être formées et mises en réserve, qui seront utilisables dans l'acinus seulement; mais elle ne saurait nous suffire. En effet, nous avons vu *les îlots relativement beaucoup plus abondants chez le fœtus que chez l'adulte, avant toute sécrétion, par conséquent avant toute fatigue*. Nous avons vu d'autre part que des îlots primaires se développent, nombreux, avant la différenciation des premières cavités sécrétantes, aux dépens des tubes pancréatiques primitifs encore indifférents. Ceux-là ne représentent assurément pas un stade de repos, de régénération, de rajeunissement des acini.

Dès 1879 (80), le professeur Renaut, de Lyon, avait cherché dans une autre direction. Nous avons vu qu'il a, le premier, attiré l'attention sur un certain nombre de dispositions difficiles à voir chez l'adulte, mais qui nous ont apparu bien évidentes chez l'embryon. Il a montré dans les *points folliculaires* (îlots de Langerhans), des sortes de centres autour desquels semblent rayonner, et avec lesquels se continuent, à certaines périodes au moins, tout un groupe de cordons (cavités) glandulaires; il a insisté sur leur riche vascularisation, sur ce fait que les cellules y sont ordonnées par rapport aux vaisseaux. Frappé par ces détails, et par l'abondance des lym-

1. Il s'appuie sur ce fait que, dans les pièces traitées par la méthode rapide de Golgi, le tissu des îlots est caractérisé par la présence d'une foule de petits grains noirs. Il y voit des gouttelettes de graisse, et par conséquent un symptôme de dégénérescence graisseuse. Or un séjour de durée variable (1 heure, 24 h., 48 h.) dans l'acide osmique à 2 0/0 n'a pu nous révéler chez le fœtus la présence de graisse dans un nombre assez considérable d'îlots examinés. Ou les grains vus par Dogiel ne sont pas de nature graisseuse, ou ils sont inconstants, négligeables, et alors ses conclusions perdent leur principal point d'appui.

phatiques dans la glande, il vit dans le pancréas un organe à rapprocher du foie, et plus tard [1], tout en restant sur le terrain purement morphologique, il a fait des deux une classe à part sous le nom de glandes conglobées; il a fait de leurs éléments anatomiques des éléments à part aussi, qu'il range parmi les para-épithéliums. Nous venons de voir combien l'histogénie rapproche en effet ces deux organes. Malheureusement, à notre avis, le professeur Renaut fut entraîné, par les dispositions singulières et la forme des cellules centro-acineuses, à considérer ces dernières comme des éléments conjonctifs ayant complètement remanié la glande. Il fut conduit ainsi à assimiler celle-ci à un ganglion lymphatique où les cellules sécrétantes auraient pris la place de l'élément lymphoïde, à en faire un organe spécial, *lympho-glandulaire*, dont les éléments sont distribués non plus en acini, mais en cordons pleins, dissociés eux-mêmes par du tissu conjonctif réticulé. Rien de ce que nous avons vu au cours du développement ne nous permet d'admettre cette conception. Mais nous devons retenir de ces recherches, que cette idée d'un organe constitué de cordons épithéliaux pleins, ordonnés par rapport aux vaisseaux, et non par rapport aux canaux excréteurs, est applicable dans une certaine mesure, sinon à l'ensemble de la glande, du moins aux points folliculaires dont M. Renaut a le premier bien compris la structure, et dont il a le premier nettement affirmé la nature épithéliale.

On voit que, si nous sommes d'accord avec plusieurs auteurs sur certains points de la constitution des îlots, et avec Lewaschew sur leur évolution au point de vue morphologique, nous ne pouvons adopter aucune des hypothèses proposées pour expliquer leur présence et leur rôle. Mais nous croyons avoir dès maintenant des éléments suffisants pour en présenter une nouvelle. Nous avons été, dès l'origine de ces recherches, frappé par un fait capital qui nous a guidés. Lorsque la cavité sécrétante se transforme en îlot, ses cellules principales perdent toute relation avec les canaux excréteurs, pour en contracter de très intimes avec les vaisseaux sanguins : elle s'organise en un mot, sur le type schématique de la glande vasculaire sanguine. De là à conclure que *les îlots pleins sont les organites de la sécrétion interne*, récemment étudiée par

1. En 1881 dans les Archives de physiologie, en 1887 dans l'article ÉPITHÉLIUM du Dictionnaire Dechambre.

les physiologistes, et méritent le nom d'*îlots endocrines* [1], il n'y a qu'un pas, et ce pas nous croyons pouvoir le franchir.

Nous insisterons d'abord sur cette disposition des vaisseaux que nous rappelions à l'instant. Kühne et Lea ont fait remarquer qu'autour des cavités sécrétantes du pancréas, chez le lapin, par exemple, le réseau capillaire est si peu serré, que plusieurs centaines de cellules peuvent se trouver loin de tout vaisseau sanguin, et ils en ont conclu que le matériel nécessaire à l'élaboration de la sécrétion provenait nécessairement des espaces lymphatiques. Alors que la vascularisation est relativement si peu développée autour des acini, nous trouvons dans les îlots des vaisseaux capillaires très abondants, formant un réseau très serré, des vaisseaux excessivement larges, en contact par conséquent avec les cellules épithéliales par une surface beaucoup plus considérable, et sans l'intermédiaire de tissu conjonctif ou d'espaces lymphatiques. Harris et Gow ont même signalé des animaux adultes (glouton, etc...) chez lesquels, entre deux vaisseaux, il n'existe qu'une seule file de cellules; chacun de ces éléments étant par conséquent en contact avec le sang par deux de ses faces. L'élargissement des capillaires a pour conséquences, outre l'augmentation considérable des surfaces de contact avec les cellules, l'afflux d'une plus grande quantité de sang, le ralentissement de son cours et la diminution de la pression; toutes circonstances facilitant les échanges, et particulièrement une sécrétion interne.

Mais, cette sécrétion, ne l'avons-nous pas vue s'élaborer elle-

1. C'est en 1893 (29 juillet), dans une communication préliminaire faite à la Société de Biologie, que j'ai pour la première fois prononcé ce mot et émis cette hypothèse, mais avec une grande réserve, car je n'avais à ce moment à ma disposition qu'un petit nombre d'embryons convenablement fixés. Dès cette époque, j'identifiais et réunissais sous le nom d'îlots de Langerhans les divers corpuscules décrits par Langerhans, Kühne, et Lea, Renaut, Heidenhain, etc. Je les trouvais chez l'enfant nouveau-né et chez l'embryon de mouton. Je suivais la formation des îlots secondaires et la reconstitution des acini. Je finissais par conclure en faveur de leur rôle probable dans la sécrétion interne et dans l'accroissement de la glande. Ces derniers mots, que je ne pouvais longuement expliquer, ont été parfois mal interprétés. J'ai seulement voulu dire par là ce que je répète ici, c'est que les îlots pleins, proliférant activement et donnant lors de la reconstitution, chez l'embryon au moins, plus d'acini qu'ils n'en ont pris, travaillent à l'accroissement de la glande. Je ne savais pas alors s'ils y travaillent seul. Mais j'ai montré depuis (Soc. de Biologie, 26 octobre 1895) que les acini, par leurs divisions répétées, y prennent une part plus large encore. J'ai cru à tort, à ce moment, à une communication en quelques points entre les masses à hématies et les vaisseaux, à un rôle plus actif de ceux-ci. Enfin j'ignorais encore (vu le manque de jeunes embryons bien fixés) l'existence des îlots avant l'apparition des acini, l'existence des îlots primaires, que j'ai décrits en octobre 1895 (Soc. de Biologie).

même sous nos yeux, lorsque nous avons vu, dans l'îlot en formation, l'élément se gonfler, les grains de zymogène quitter le sommet pour se répandre dans tout le corps protoplasmique, pâlir, puis disparaître [1]; lorsqu'à leur place nous avons trouvé dans les mailles agrandies du protoplasme une substance fixée par l'acide osmique, dissoute par d'autres réactifs, plutôt semi-fluide, semble-t-il, que liquide, et donnant à la cellule l'aspect trouble particulier bien connu? N'avons-nous pas assisté à l'excrétion du produit formé, lorsque, à la phase de régression des îlots, nous avons retrouvé de plus en plus petit, réduit à une parcelle infime de protoplasme à mailles serrées, cet élément tout à l'heure gros, spongieux, si rebondi, si gonflé par le liquide contenu? En l'absence de canaux excréteurs, où ce liquide a-t-il pu passer, sinon dans les vaisseaux? Et alors, qu'est-ce autre chose qu'une sécrétion interne [2]? Mais, dira-t-on, y a-t-il donc forcément sécrétion interne toutes les fois qu'une cellule, non en communication avec un canal excréteur ou avec une surface externe, vient assez rapidement à diminuer de

1. Nous avons même observé, chez l'homme adulte, une phase de transition particulièrement intéressante. A côté des cellules sécrétantes dont les grains commencent à s'écarter et à se répandre ainsi, nous en trouvons d'autres dans lesquelles les gros grains ont disparu, mais sont remplacés par un semis de grains beaucoup plus petits, toujours très réfringents, et vivement colorables par la safranine, répandus uniformément dans tout l'élément. Plus loin, nous arrivons aux cellules troubles caractéristiques.

2. Il y a d'autres faits à l'appui : ainsi la véritable fonte cellulaire qu'éprouvent les éléments dans quelques circonstances, lors de la formation des îlots à hématies ou de la régression des masses primaires.

L'hypothèse d'une sécrétion interne explique aussi la présence précoce du zymogène dans la glande, bien avant l'établissement de la sécrétion externe, chez des embryons de 60 millimètres, alors que dans la parotide, par exemple, d'après Chievitz, les cellules sécrétantes n'apparaissent que vers la seconde moitié de la gestation, les acini étant encore pleins jusque-là. Ce zymogène des premiers acini n'est pas excrété dans les canaux, mais dissous, transformé, contribue à la formation de la sécrétion interne, lors de la métamorphose de l'acinus en îlot plein.

La destinée des îlots primaires peut paraître d'abord en désaccord avec notre hypothèse et en faveur des idées de Dogiel. Nous avons vu en effet que quelques-uns paraissent pouvoir se transformer en cavités sécrétantes, que la plupart au contraire sont éliminés. Mais est-il possible d'admettre un instant que l'éclosion si active d'îlots primaires de 15 à 60 mm. à laquelle nous avons assisté soit une éclosion de *points morts*, n'ait pour but que la destruction d'une partie de la glande? Enfin cette destinée différente des îlots primaires est peut-être explicable. Ils sont formés de cellules travaillant déjà depuis longtemps, et qui peuvent être épuisées. Ne provenant pas d'acini, on comprend en outre qu'ils aient une moindre tendance à en reformer. Il n'y a pas quelque part, au col, un groupe de centro-acineuses prêtes à jouer un rôle actif dans cette reconstitution. Puis, en présence du grand nombre d'acini et d'îlots secondaires de formation nouvelle, qui apparaissent alors si facilement de tous côtés, l'élimination des masses anciennes, si aisée, vu la largeur encore considérable des tubes primitifs, semble être une économie. Ce sont des organes d'attente, embryonnaires, provisoires, et, comme beaucoup de formations de ce genre, ils sont éliminés ou résorbés quand apparaît l'organe définitif, l'îlot secondaire.

volume? Oui, si l'on admet avec le professeur Bouchard, par exemple, que les sécrétions internes ne sont autre chose que ces premiers produits de désassimilation, encore albuminoïdes, utiles à l'économie à dose modérée, toxiques s'ils sont en excès, que toute cellule verse dans le sang. Nous avons dit ailleurs (*Semaine médicale*, 11 mai 1895) que nous étions encore plus exigeant, et que nous ne pouvions guère appeler élément sécréteur qu'un élément spécialisé dans la fonction de sécrétion, et travaillant pour l'organisme entier, et non pour lui-même. Nous restons attaché à cette définition; mais nous devons reconnaître que, dans le domaine des sécrétions internes, où le matériel ne s'élabore généralement pas sous une forme aussi bien définie que le zymogène, le mucigène, le sébum..., une ligne de démarcation est fort difficile à tracer actuellement entre l'élément anatomique sécréteur et l'élément non sécréteur [1]. S'il est pourtant une cellule qui mérite plus que toute autre le nom de sécrétante, c'est bien cette cellule des îlots pleins secondaires, dont le matériel de sécrétion est visiblement constitué par le zymogène dissous et transformé. (Dans les îlots primaires seuls, où le zymogène n'existait pas encore, le matériel de la sécrétion interne a dû se constituer d'emblée sous sa forme définitive dans le protoplasme.) Les îlots de Langerhans nous paraissent donc bien mériter le nom d'*îlots endocrines* ou à sécrétion interne [2].

1. On pourrait dire qu'il n'y a véritable sécrétion interne que quand le matériel excrété est un produit spécial, fabriqué en quantité notable par un organe épithélial dont la fonction capitale est bien la sécrétion. Ainsi, quelque importants que puissent être les produits de désassimilation fournis par la cellule musculaire, ou la cellule nerveuse, nous ne les rangeons pas parmi les éléments sécréteurs parce que ces deux éléments ont évidemment un but essentiel tout autre que la sécrétion.

2. Toute cellule, nous a-t-on objecté, possède une sécrétion interne : la cellule épithéliale du pancréas n'échappe pas à la loi commune, qu'elle appartienne à un îlot plein ou à un acinus. Pourquoi lui attribuer cette sécrétion dans le premier cas plutôt que dans le second? Pour la même raison qui nous fait, dans l'épithélium de la trachée par exemple, ranger parmi les éléments sécréteurs les cellules caliciformes à l'exclusion des cellules à cils vibratiles, ici aussi, nous savons parfaitement que les cellules ciliées élaborent des produits de désassimilation, et il est extrêmement vraisemblable qu'une partie de ces produits est rejetée à la surface de la muqueuse, qu'il y a par conséquent sécrétion externe; et pourtant jamais l'idée n'est venue à personne d'appeler *glande unicellulaire* une de ces cellules ciliées, tandis qu'on a appliqué d'emblée cette dénomination à la caliciforme voisine. C'est qu'il n'y a là que la sécrétion banale de tout élément vivant. Il en est de même si nous comparons la cellule de l'acinus à celle de l'îlot. La seconde nous offre des caractères d'élément sécréteur aussi nets, nous semble-t-il, que ceux de l'élément caliciforme (amas de gouttelettes liquides provenant de la transformation du zymogène, dégonflement, parfois fonte cellulaire), et nous voyons d'après sa disposition, qu'elle ne peut excréter que dans les vaisseaux : elle est donc

Les faits sur lesquels nous nous sommes appuyés jusqu'ici sont empruntés aussi bien à l'adulte qu'à l'embryon; les faits d'ordre purement histogénique ne plaident pas moins en faveur de notre hypothèse. Les cellules troubles n'existent pas seulement dans les îlots; leur présence en grand nombre en tous points caractérise la glande embryonnaire. Dès l'origine, elles abondent dans les cordons variqueux primitifs pleins. Quelques-uns de ces cordons en sont presque exclusivement composés. La tendance première est évidemment une évolution totale de la glande en ce sens. Dans les tubes pancréatiques primitifs creux, qui succèdent aux cordons, on les retrouve, nombreuses encore, souvent en bordantes, isolées ou réunies en lunules, formant une assise externe discontinue. Cette même assise donne naissance par ses lunules, à des îlots de Langerhans (taille de 15 à 18 mm.), et plus tard, par places, à des bourgeons acineux pleins, à des amas d'éléments qui se chargeront presque tous de zymogène; continue dans les tubes pancréatiques primitifs des poissons osseux, elle se transforme d'un bout à l'autre en cellules principales. L'assise interne, continue ou discontinue selon les points, donne au contraire exclusivement, chez le mouton comme chez les Téléostéens, des centro-acineuses et des cellules des canaux. La cellule trouble, prise dans les différents points où nous la trouvons successivement, et la cellule principale, ou cellule à zymogène, nous apparaissent donc comme deux variétés, ou plutôt comme deux modalités successives d'un même élément : l'élément sécréteur du pancréas. Comment pouvons-nous expliquer la présence de cet élément, en abondance dès les premiers stades du développement (13 mm.), s'il n'a pas dès ce moment un but précis, une fonction importante? Et puisque c'est par excellence un élément secréteur, puisque dans la plupart des points où on le trouve il est éloigné des voies d'excrétion, ne sommes-nous pas amenés

spécialisée pour la sécrétion interne : c'est son rôle capital. La cellule de l'acinus au contraire ne nous montre aucun signe tangible d'une telle sécrétion *a retro*. Toute son activité paraît tournée ailleurs, au pôle apical, à la sécrétion externe. Sans doute elle rend aussi au sang ou à la lymphe un déchet, mais ce ne serait pour nous qu'un produit banal et en faible quantité. S'il y a, à ce moment, dédoublement de substance tel que chacun des dérivés soit destiné à former l'élément essentiel de chacune des sécrétions (MM. Bouchard, Lépine, Renaut), pourquoi celui qui est destiné à la sécrétion interne ne serait-il pas provisoirement emmagasiné (dans le noyau par exemple) jusqu'au moment de la métamorphose de l'acinus en îlot plein? Il n'y a aucune nécessité, même en admettant ce dédoublement, à ce que la cellule sécrète *simultanément par ses deux pôles*.

encore, par cette voie, à le considérer comme un élément à sécrétion interne?

D'ailleurs, nous ne saurions trop revenir sur le parallèle du pancréas et du foie, qui s'impose dans les premiers stades. Mêmes diverticules creux primitifs de l'épithélium intestinal, confondus par places entre eux (bourgeons pancréatiques ventraux), mêmes cordons pleins bourgeonnant sur ces diverticules et s'anastomosant[1], réapparition de cordons comparables dans les îlots composés, et analogies, chez l'adulte, de chacun de ces îlots avec un lobule hépatique dont les voies biliaires se seraient momentanément fermées, analogie de la cellule trouble avec la cellule hépatique, tout établit une ressemblance frappante entre ces deux glandes à certaines périodes de leur existence. La seule différence essentielle serait la simultanéité des deux sécrétions dans le foie, l'alternance dans le pancréas. Mais les physiologistes admettent généralement aujourd'hui que les sécrétions internes des deux glandes sont complémentaires ou compensatrices l'une de l'autre. Or, dans le foie, la sécrétion interne s'établit de bonne heure, dès le milieu de la vie intra-utérine, d'après Cl. Bernard[2]. Ne devons-nous pas nous attendre à trouver dès ce moment la sécrétion parallèle dans le pancréas? c'est-à-dire à une époque où l'externe n'est pas établie régulièrement, où le zymogène s'accumule dans les cellules principales sans être excrété[3]. Ne devons-nous pas nous attendre à la trouver même bien avant, à une époque antérieure à la formation des cavités sécrétantes (65 mm.), puisque, avant d'apparaître dans le foie, le glycogène est fabriqué par d'autres organes spécialement appropriés à cette fonction (plaques amniotiques chez le

1. D'après Retzius (*Biologische Untersuchungen*), les anastomoses des canalicules biliaires sont beaucoup moins répandues qu'on ne le croyait jusqu'à ce jour, et la glande est bâtie non sur le type réticulé, mais sur le type tubuleux ramifié, avec plus ou moins d'anastomoses suivant l'espèce. Ces recherches rapprochent donc encore le foie du pancréas, où, dans certaines espèces (Téléostéens), les anastomoses ne semblent guère moins nombreuses.

2. J'ai dit dans ma note à la Soc. de Biologie d'octobre 1895 : « Alors que la glande semble être encore à l'état de cordons de Remak... ». Il ne faut pas entendre par là des cordons forcément pleins. Quoique le moment d'apparition des canalicules biliaires ne soit pas rigoureusement fixé, on peut le placer sans crainte bien avant cette époque.

3. Du moins on n'en trouve pas dans les canaux, chez les fœtus âgés, par le liquide A et la safranine, alors qu'il est facile à déceler chez l'adulte par ces mêmes réactifs. Si la sécrétion interne existe à ce moment, elle est donc, jusqu'à un certain point, indépendante de l'externe. Il n'y a pas écoulement simultané aux deux pôles, puisque au pôle interne tout semble s'être borné au stade d'élaboration, arrêté lui-même dès que la zone apicale a été remplie de grains de zymogène.

mouton, à partir de la taille de 30 mm. environ, amas de cellules glycogéniques dans l'épithélium intestinal vers la même époque, etc... (Cl. Bernard)?

Je ne puis, à propos de simples recherches histogéniques, m'étendre plus longuement sur cette hypothèse. Je devais l'exposer avant de terminer ce mémoire, parce qu'une foule de faits sont venus, au cours de ces études, plaider en sa faveur ou s'inscrire contre les interprétations proposées jusqu'ici. Mais je ne me dissimule pas que la sanction de l'expérimentation physiologique est indispensable pour permettre de localiser définitivement dans les îlots de Langerhans le siège de la sécrétion interne. J'ai tout lieu de croire que cette sanction ne manquera pas. Enfin, l'hypothèse dût-elle être un jour abandonnée, les faits exposés jusqu'à ces dernières pages présenteraient sans doute encore un intérêt assez grand pour me justifier de m'être attardé à leur description.

Conclusions. — Sur le diverticule intestinal qui représente la primitive ébauche du pancréas et deviendra le canal de Santorini, la glande se développe par des bourgeons secondaires pleins. Les bourgeons, en croissant, deviennent de longs *cordons variqueux primitifs* pleins, ramifiés, anastomosés à la manière des cordons de Remak dans le foie. Bientôt ils se creusent pour former les *tubes pancréatiques primitifs*, entre lesquels, pendant un certain temps, persistent des anastomoses. Ces tubes ramifiés, qui deviennent directement, dans presque toute leur longueur, des cavités secrétantes tubuleuses chez les Poissons osseux, ne sont ici que transitoires. Sur leurs parois bourgeonnent ou se différencient sur place, en de nombreux points, les *cavités secrétantes* ou *acini*; les portions restantes se régularisent pour former l'arbre des *canaux excréteurs*. Les cavités sécrétantes, d'abord simples et arrondies, se lobent et se divisent à plusieurs reprises, pour former des cavités filles, complètement séparées; par là surtout est assuré l'accroissement de la glande à partir de la deuxième moitié de la vie fœtale. Leurs *cellules principales* commencent à se charger de zymogène dès leur formation (embryons de 65 mm.) Les *cellules centro-acineuses* y naissent, partie par différenciation sur place, partie par la pénétration dans l'acinus de l'extrémité terminale des canaux.

De très bonne heure des éléments spéciaux, *cellules troubles*

(ou endocrines) apparaissent dans les cordons variqueux primitifs, puis dans les tubes indifférents qui leur succèdent. Elles finissent par disparaître à l'état isolé; mais, sur les jeunes embryons, en quelques points, elles forment des bourgeons pleins saillants, puis des masses pleines, volumineuses, qui constituent les premiers *îlots de Langerhans* (ou îlots endocrines). Ils sont simples, ou bien composés s'ils sont formés par la fusion de plusieurs masses d'abord isolées. Cette première génération d'îlots pleins (îlots primaires) entre bientôt en régression et s'élimine, en majeure partie au moins, par les canaux. Mais bientôt, toute une nouvelle série de générations successives (îlots secondaires) se forme aux dépens des cavités sécrétantes, par la métamorphose de beaucoup d'entre elles en un îlot plein. Ces îlots secondaires généralement composés et creusés de tunnels ramifiés, parcourus par de nombreux vaisseaux dilatés et tortueux, continuent à se former pendant toute la vie. Ils représentent une portion de la glande temporairement modifiée — pour s'adapter à une fonction nouvelle que nous croyons être la sécrétion interne, — et destinée au bout d'un temps relativement court, à se transformer de nouveau en cavités sécrétantes[1].

Le foie et le pancréas nous apparaissent ainsi comme deux glandes, probablement de même origine phylogénétique (52), en tout cas intimement rapprochées par l'ontogénie, par la structure, par la fonction. Mais tandis que dans le foie la cellule semble accomplir simultanément sécrétion interne et sécrétion externe[2], dans le pancréas, où la sécrétion externe est beaucoup plus importante, prédominante dans la digestion, une division plus complète du travail semble s'être accomplie. Par une sorte de balancement régulier, toute cavité sécrétante, après avoir fourni un certain nombre de fois une sécrétion externe, se transformerait temporairement en îlot plein endocrine et déverserait alors dans les vais-

1. Les îlots endocrines primaires peuvent être considérés comme les restes de la glande pleine primitive à sécrétion interne exclusive; les îlots secondaires sont sans cesse renouvelés grâce à la persistance atténuée, régularisée, de la tendance primitive.

2. Pourtant, même dans le foie, les deux sécrétions glycogénique et biliaire ne marchent pas toujours parallèlement (Frédéricq.); la dissociation serait simplement plus complète dans le pancréas. Cl. Bernard a même signalé (Leçons sur les phénomènes de la vie...) que, chez les Crustacés, la fonction glycogénique n'existe dans le foie (hépato-pancréas) que pendant la période de préparation de la mue. Dans l'intervalle de deux mues, la fonction biliaire persisterait seule. Dans ce cas la dissociation serait presque aussi nette que dans le pancréas des Vertébrés.

seaux une sécrétion interne ; puis elle reviendrait à l'état primitif, et recommencerait indéfiniment à parcourir le même cycle. La cellule semble subir, au second stade, d'importants remaniements, non seulement dans son protoplasme, mais dans son noyau. Outre les phénomènes sur lesquels nous avons insisté, on peut citer en effet ceux qui ont été encore incomplètement étudiés, chez les Batraciens surtout, par Ogata (67), Platner (73), etc...; car, bien que les auteurs en question n'aient pas considéré comme des pseudo-follicules ou îlots de Langerhans les acini épuisés, sans lumière visible, réduits à un amas plein de petites cellules irrégulièrement disposées, qu'ils ont décrits chez ces animaux, nous croyons que ces amas pourront être assimilés aux îlots. Récemment (*Revue biologique du Nord de la France*, 1895), nous avons retrouvé ces derniers avec leurs caractères essentiels jusque chez les Poissons osseux (Crénilabre), où ils sont rares, mais volumineux. Nous croyons être autorisé à dire dès maintenant qu'ils existent dans toutes les classes de vertébrés [1], et ce n'est pas un des moindres arguments en faveur de l'importance fonctionnelle que nous leur attribuons [2].

L'histogénie nous permet enfin de nous rendre compte, dans une certaine mesure, de la signification des *cellules centro-acineuses*. Nous avons déjà montré, ici et ailleurs, que ces éléments sont franchement épithéliaux. La part prépondérante que nous avons dû leur assigner dans la lobation et la division des cavités sécrétantes, dans la reconstitution des acini dérivant d'îlots pleins, nous conduit tout naturellement à la conception suivante. Voici une glande où, du fait de la division des acini, ces derniers subissent, pendant la période de croissance, de perpétuels changements de forme. Voici

1. Voir *Structure et développement du pancréas*, Journal de l'anatomie, 1894, p. 640, note 3.

2. Ce mémoire était déjà sous presse, quand M. Diamare a eu l'obligeance de m'envoyer une note extraite du Bollettino della Societa di Naturalisti in Napoli, où, sous le nom de *Corpi del Cavo addominale dei Teleostei*, il décrit chez plusieurs poissons osseux, les ilots de Langerhans. Sa note (dont le titre n'avait pas attiré mon attention), étant de mars 1895, M. Diamare ne pouvait avoir connaissance de mes recherches sur le Crénilabre, remontant à plusieurs années, mais imprimées en octobre dernier seulement. L'existence des îlots chez les Téléostéens, constatée par deux observateurs qui ignoraient s'occuper du même objet, n'en paraîtra que plus certaine. M. Diamare n'hésite pas à reconnaître dans ses corpuscules les îlots décrits par Langerhans, Saviotti, Kühne et Lea, Heidenhain, Renaut, etc... Il les considère comme appartenant en propre au tissu épithélial du pancréas, mais réserve son opinion sur leur destinée et leur rôle. Il penche plus volontiers toutefois vers les conclusions de Lewaschew ou de Dogiel que vers les miennes (d'après ma note de 1893).

une glande en outre, où, pendant toute la vie, ces mêmes acini, par un balancement continuel, passent à l'état d'îlots pleins, puis reviennent à leur état primitif. Or, la cellule principale du pancréas est un élément sécréteur hautement différencié, fournissant des produits variés. L'observation nous la montre, chez l'embryon comme chez l'adulte, entièrement occupée dans cette fonction absorbante et ne subissant que de faibles changements de forme et de place. La cellule centro-acineuse, au contraire, est sans cesse en voie de déplacement, pénétrant dans les cavités sécrétantes, probablement aussi dans les îlots en régression, se rangeant en files qui s'incurvent, se dédoublent, donnent naissance à de nouveaux canaux; sans cesse elle se ramasse ou s'allonge, envoie des prolongements qui s'insinuent au loin entre les cellules principales (embryon, homme adulte). Elle nous apparaît, en un mot, comme un agent essentiel de tous les changements de forme qui s'accomplissent dans l'intimité de la glande. C'est une sorte d'élément de charpente et de soutien; mais un *élément actif, chargé d'assurer et de rétablir sans cesse, au cours des métamorphoses multiples, les communications entre la cellule sécrétante et les canaux excréteurs.* Les groupes de centro-acineuses représentent donc pour nous l'extrémité même de ces canaux pénétrant dans l'acinus, mais une extrémité mobile, active et douée, à certains moments au moins, de véritables mouvements amiboïdes, qui lui permettent ou de se rétracter, ou de s'étendre en tous sens et comme en se dissociant au-devant de la sécrétion, pour aller la recueillir jusqu'à ses sources multiples et lui frayer passage[1].

1. Dans les glandes où les changements de forme des cavités sont rares, peu étendus, dans les glandes où l'élément sécréteur est peu différencié, il pourrait suffire seul à sécréter, et à assurer ces changements de forme, à maintenir la cohésion du groupe auquel il appartient et sa communication avec les canaux. Dans le pancréas, il y aurait au contraire division du travail: la *cellule principale* serait entièrement spécialisée dans sa sécrétion si complexe; *la cellule de l'extrémité des canaux, ou centro-acineuse, serait spécialisée dans ce que nous pourrions appeler, par une comparaison banale, le service d'ordre et le service de voirie.* Il faut ajouter pourtant qu'au moment des métamorphoses les caractères différentiels des deux sortes d'éléments sont moins tranchés, redeviennent plus embryonnaires, et qu'à ce moment, chez l'embryon au moins, les éléments paraissent avoir la faculté de changer de spécialité, des centro-acineuses pouvant devenir cellules troubles, et des cellules troubles pouvant devenir centro-acineuses.

Explication de la planche IV.

Toutes les figures ont été prises sur l'embryon ε (65 mm.), et dessinées à la chambre claire, avec l'objectif apochromatique 2.0 mm. Apert, 1.40, à immersion homogène, de Zeiss, et l'oculaire compensateur n° 6. — Grossissement de 930 diamètres environ.

Lettres communes à toutes les figures :

tpp, tube pancréatif primitif;
ac, cavité sécrétante ou acinus;
ip, îlot plein;
ct, *ct'*, cellules troubles;
cp, cellules principales ou sécrétantes des acini;
ca1, *ca2*, cellules centro-acineuses primitives et secondaires;
z, grains de zymogène;
ctc, cellules troubles centrales peu colorables;
cah, cellule à hématies;
hé, hématies;
mp, cellules de la membrane propre;
k, cellules se préparant à la caryocinèse;
n, noyau;
rp, réseau protoplasmique.

Fig. 1 et 2. — Portions de paroi des tubes pancréatiques primitifs, avec leurs cellules ordinaires claires et à noyaux pauvres en chromatine, et leurs cellules troubles sombres, *ct*. Deux de ces éléments, *ct'*, n'atteignent pas la lumière centrale (cellules bordantes, deuxième assise discontinue).

Fig. 3, 4, 5. — Trois cavités sécrétantes ou acini, en voie de formation. Les lignes *x*, *y*, indiquent les limites des deux dernières, à peine différenciées; l'une (fig. 5) à l'extrémité d'un tube primitif, l'autre (fig. 4) latéralement. Entre ces lignes, on voit les cellules principales devenir plus sombres, pyramidales, et le noyau, plus riche en chromatine, gagner la base. Sur fig. 3 seulement, des grains de zymogène commencent à apparaître vers le sommet. Quelques éléments restés en bordure de la lumière, *ca1*, forment une deuxième assise plus interne, discontinue et encore très pauvre, de cellules centro-acineuses primitives.

Fig. 6, 7, 8. — Trois stades successifs de la formation des îlots pleins primaires, aux dépens de la paroi des tubes pancréatiques primitifs, par prolifération localisée des cellules, qui prennent l'aspect trouble et sombre caractéristique, et dont le noyau s'enrichit en chromatine. Dans les îlots les plus avancés (fig. 7 et 8), les cellules centrales, *ctc*, restent troubles, mais deviennent moins colorables. — En *ct*, fig. 8, une cellule trouble dans la paroi du tube primitif.

Fig. 9. — Une variété d'îlots de Langerhans (îlot à hématies) dont les cellules centrales ont disparu pour faire place à un amas d'hématies (*hé*).

Fig. 10. — Une cellule peu colorable, gonflée, volumineuse, prise au centre d'un îlot plein, montrant sa structure réticulée (*rp*), et l'aspect un peu flou du réticulum.

Remarque. — Sur la figure X et sur les cellules troubles centrales de la fig. VIII, un peu trop claires, le graveur n'a pas assez fait ressortir le réseau protoplasmique. — Sur la fig. IX, l'épaisseur des membranes nucléaires est un peu exagérée. — Enfin certains noyaux, sur les fig. VI et VII notamment, n'ont pas été copiés assez fidèlement; la distribution trop régulière des granules au milieu de chacune des mailles du réseau, alors qu'ils devraient être souvent sur les travées voisines, est une interprétation inexacte du graveur. On fera facilement abstraction de ces légers défauts, dont la correction eût gâté la pierre.

SUR LE DÉVELOPPEMENT

MORPHOLOGIQUE ET HISTOLOGIQUE

DES BOURSES MUQUEUSES

ET DES CAVITÉS PÉRI-TENDINEUSES

Par Éd. RETTERER
Agrégé à la Faculté de médecine de Paris.

PLANCHE V.

I. — INTRODUCTION ET TECHNIQUE.

Le présent mémoire se compose de deux parties essentiellement distinctes : dans la première, je traite du développement *morphologique* des cavités péri-tendineuses et des bourses muqueuses; dans la deuxième, j'étudie l'*histogénèse* des éléments qui concourent à la formation de ces organes.

Cet exposé ne répond pas à l'ordre naturel; il semblerait peut-être plus rationnel de commencer par l'histogénèse des éléments pour finir par la texture et la morphologie des parties. Mais il est indispensable, avant d'entreprendre l'histoire de la structure et du développement des tissus, d'être fixé sur la forme et l'évolution des organes eux-mêmes. Notons d'ailleurs qu'il est relativement facile, comme je l'ai annoncé à la Société de biologie [1], de suivre l'évolution morphologique des cavités articulaires, péri-tendineuses et des bourses muqueuses : tous les modes de fixation et de durcissement des tissus peuvent être employés.

Je fais cependant une remarque au sujet de la technique.

Les procédés ordinaires qui servent aux coupes et au montage des préparations sont parfois insuffisants dans l'étude de certains

1. Comptes rendus de la Société de Biologie, 29 décembre 1894 et 2 février 1895.

tissus transitoires. Quand ceux-ci sont délicats et compris entre des parties résistantes, ils sont détruits ou disparaissent. C'est pour cette raison sans doute qu'ils ont échappé à la plupart des auteurs. Aussi, pour les étudier, est-il préférable d'avoir recours exclusivement aux deux procédés techniques suivants : 1° *collodionnage des surfaces de section; 2° collage et étalement des coupes, faites dans la paraffine, au moyen de la plaque chauffante*, d'après la méthode imaginée par M. Mathias Duval [1].

En prenant ces précautions, on ne court pas le risque de détruire et de voir disparaître pendant les manipulations des tissus transitoires, qui offrent la délicatesse d'une toile d'araignée. On conserve les rapports naturels des parties et les connexions des tissus, alors même que ceux-ci possèdent une consistance inégale.

En ce qui concerne l'étude de l'histogénèse des fibres conjonctives et de la substance muqueuse, la question de technique est autrement complexe et difficile. J'ai essayé comparativement les liquides fixateurs les plus variés : alcool, liquide de Muller, liquide de Kleinenberg, etc., et j'ai coloré les coupes d'abord avec l'hématéine et ensuite avec l'orange, l'éosine, la thionine.

Comme Fr. Merkel [2], j'ai trouvé que les liquides de Flemming, d'Hermann, de Kleinenberg, etc., sont peu favorables à cette étude. Le liquide de Muller conserve bien les fibrilles du tissu conjonctif, mais les notions qu'il fournit sont insuffisantes : 1° parce que le liquide de Muller ne nous renseigne pas sur les phénomènes qui se passent pendant la division cellulaire; 2° parce qu'il ne permet pas de décider si la substance homogène qui remplit les mailles du réticulum est *inter-cellulaire* ou *intra-cellulaire*.

Après bien des tentatives, je suis arrivé à employer presque exclusivement le procédé suivant de fixation et de coloration : Je commence par placer les tissus tout frais dans une solution aqueuse saturée à froid de bichlorure de mercure (sans addition d'acide); je mets ensuite le flacon dans une étuve de 15 à 20 degrés où il séjourne de six à douze heures.

Au sortir de cette solution de bichlorure, je plonge les pièces, *sans les laver à l'eau*, dans de l'alcool à 90° auquel j'ajoute une

1. En ce qui concerne les détails du procédé, je renvoie à la description donnée par M. Mathias Duval (*Placenta des rongeurs*, p. 281, 1892).

2. *Anatomischer Anzeiger zur Histogenese des Bindegewebes* (Anat. Gesellschaft, p. 41, Bâle 1895).

petite quantité de teinture d'iode. Au bout de vingt-quatre ou de quarante-huit heures, je substitue l'alcool absolu à ce mélange d'alcool et de teinture d'iode.

Après avoir fait l'inclusion dans la paraffine, je coupe les pièces avec le microtome oscillant et je les colore successivement avec l'hématéine, la thionine et l'orange.

Ce procédé de fixation et de coloration conserve admirablement les tissus, permet de tenir compte de la division cellulaire et met tous les détails de la structure cellulaire en pleine évidence.

II. — Évolution morphologique des bourses muqueuses et des cavités péri-tendineuses.

Voici les raisons qui m'ont déterminé à prendre comme sujet d'études les *pattes abdominales* du lapin. Il est aisé d'avoir des embryons à tous les stades de développement, de fixer les tissus complètement vivants et d'étudier sur la même pièce aussi bien les bourses muqueuses que les cavités péri-tendineuses.

A. *Bourses muqueuses.*

Il est deux *bourses muqueuses* ou *séreuses* qu'on rencontre constamment sur le lapin adulte : l'une existe entre la face antérieure du tendon d'Achille et la face recouverte de cartilage de l'extrémité postérieure et supérieure du calcanéum. Je rappelle que l'extrémité inférieure ou terminale du tendon d'Achille s'attache sur la limite postérieure de la surface plantaire du calcanéum. La seconde sépare la face postérieure du tendon d'Achille, au niveau de son insertion calcanéenne, de la face antérieure du plantaire grêle; elle correspond au point où le tendon de ce dernier muscle se réfléchit sur le calcanéum pour s'étaler plus loin en une aponévrose qui se divise en quatre tendons perforés. Notons la surface concave en forme de gouttière que présente la face postérieure et inférieure du calcanéum recouverte par le tendon d'Achille et qui sert de coulisse de réflexion au tendon du plantaire grêle.

La figure 1 du texte représente une section horizontale de l'extrémité postérieure du pied sur un fœtus de lapin long de 5 cm. 5 (23e jour de la gestation). On y voit le tendon du plantaire grêle (*p*), dont les bords se continuent, à droite et à gauche, avec une expansion fibreuse (*px*). Plus en avant se trouve la section du ten-

don d'Achille (A) présentant, lui aussi, de chaque côté une expansion fibreuse (A*x*) qui va s'attacher, l'interne sur la crête interne l'externe sur la crête externe de l'extrémité postérieure du calcanéum.

Entre la face postérieure, *concave*, du tendon d'Achille et la face antérieure, *convexe*, du tendon plantaire grêle, on observe une cavité séreuse (*bs*) *achilléo-plantaire*, dont les parties latérales pré-

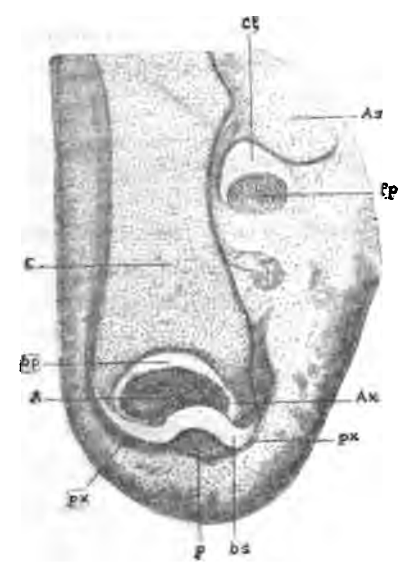


Fig. 1. — Section horizontale de la partie postérieure du pied d'un fœtus de lapin long de 5 cm. 5 (23e jour de la gestation). — *C*, calcanéum ; *As*, astragale ; *P*, plantaire grêle avec ses expansions fibreuses (*px*) ; *A*, tendon d'Achille avec ses expansions fibreuses latérales (*Ax*) ; *bs*, bourse muqueuse, achilléo-plantaire ; *bp*, bourse muqueuse, achilléo-calcanéenne ; *fp*, tendon du fléchisseur profond avec la cavité tendineuse (*ct*) [1].

sentent un tissu muqueux se continuant insensiblement avec les expansions latérales des deux tendons. D'autre part, une cavité séreuse semblable (*bp*) *achilléo-calcanéenne*, se trouve entre la face postérieure du calcanéum et le tendon d'Achille.

En examinant une section analogue sur un fœtus de lapin long de 4 centimètres (fig. 2 du texte), on voit que les divers organes précédents se dessinent nettement et affectent des rapports identiques. De plus on constate que la bourse muqueuse achilléo-calcanéenne (*bp*), commence à présenter une cavité centrale, mais les parties latérales sont occupées par du tissu conjonctif (*z*) ; la bourse achilléo-

1. Les figures du texte ont été dessinées d'après nature par G. Devy, comme d'ailleurs celles de la Planche V.

plantaire (*bs*) n'est encore représentée que par un tissu muqueux à mailles larges remplissant l'intervalle entre la face postérieure du tendon d'Achille et la face antérieure du plantaire grêle. Ajoutons que, sur les parties latérales de la bourse achilléo-calcanéenne, on observe également (en *z*) la présence d'un tissu muqueux analogue à celui qui comble la bourse séreuse achilléo-plantaire.

Sur un embryon de lapin long de 3 cm. 8, on trouve qu'un tissu conjonctif jeune formé de cellules étoilées remplit aussi bien l'intervalle qui se trouve entre le tendon d'Achille et la face postérieure

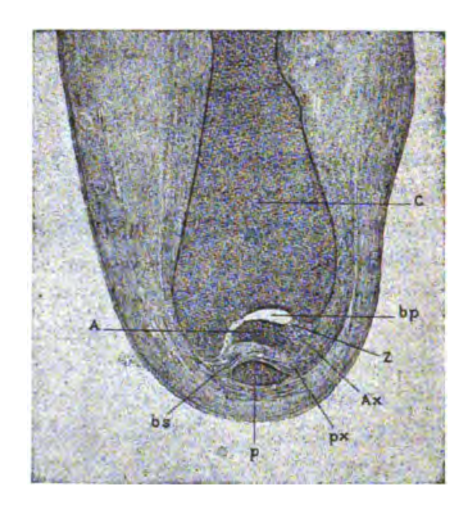


Fig. 2. — Section horizontale de la partie postérieure du pied d'un embryon de lapin long de 4 cm. — Les lettres ont même signification que dans la fig. 1. On remarquera qu'une petite partie de la cavité de la bourse achilléo-calcanéenne existe, tandis que les parties latérales sont occupées par du tissu conjonctif (Z). La bourse achilléo-plantaire est représentée par un tissu plein (*bs*).

du calcanéum que l'espace qui sépare le plantaire grêle de la face postérieure du tendon d'Achille.

Autrement dit, ces tendons se présentent, sur les *jeunes* embryons, comme des traînées denses au milieu du tissu conjonctif enveloppant, auquel ils sont reliés par du tissu muqueux. Les cavités synoviales n'existent pas encore.

B. *Cavités péri-tendineuses des muscles du pied.*

Sur l'embryon long de 2 cm. 8, le tendon du long fléchisseur commun est uni à l'astragale et aux parties voisines par un tissu

plein; sur celui de 3 cm. 8, ce tissu commence à présenter en certains points des espaces plus clairs (fig. 3) au milieu du tissu muqueux qui l'entoure de tous côtés.

Il en est de même des tendons des péroniers latéraux.

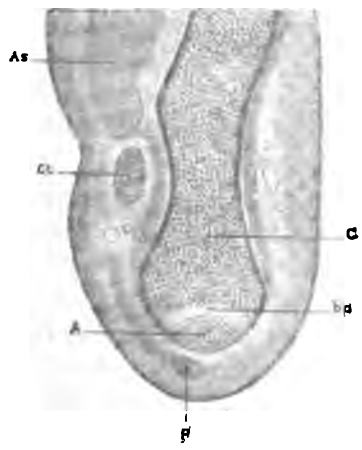


Fig. 3. — Section horizontale de la partie postérieure du pied d'un embryon de lapin long de 3 cm. 8. — Même légende que dans les figures 1 et 2.

Quant aux cavités péri-tendineuses des muscles perforant et perforé, voici comment et à quelle époque elles apparaissent.

En faisant des coupes sériées sur les métatarsiens et les pha-

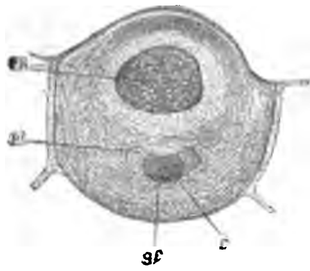


Fig. 4. — Coupe transversale d'un doigt sur un embryon de lapin long de 3 cm. 8 au niveau de la tête de la première phalange. — *Ph*, phalange cartilagineuse; *g, f*, tendon perforant; *pl*, tendon perforé.

langes, on constate que les tendons du fléchisseur profond (*perforant*) et du plantaire grêle (*perforé*) affectent déjà, chez l'embryon long de 3 cm. 8, les rapports qu'ils conserveront plus tard chez l'adulte (fig. 4) : au *niveau* des métatarsiens, le tendon du perforé est superficiel; au niveau de la tête de la première phalange, ses deux

moitiés s'écartent, contournent les bords du tendon du perforant se réunissent ensuite, puis se divisent de nouveau pour aller s'implanter par deux languettes sur les parties latérales et plantaires de la deuxième phalange.

Remarquons que, dès cette époque, chaque tendon du perforé comme celui du perforant est formé de deux moitiés exactement symétriques.

Tendons perforant et perforé forment un tout continu, à ce stade évolutif parce qu'un tissu conjonctif *plein* les relie entre eux. La direction des faisceaux tendineux permet seule de reconnaître chacun de ces organes et de les rapporter au muscle respectif. Ce n'est pas tout : la surface de cette masse est rattachée partout par du tissu conjonctif également plein à une *lame fibreuse* (*gf*) à concavité dorsale, qui s'attache ou plutôt se continue de chaque côté avec le périchondre revêtant les bords latéraux de chaque phalange.

En un mot, toutes les parties des tendons perforé et perforant, ainsi que la gaine fibreuse existent à une époque où il n'y a pas

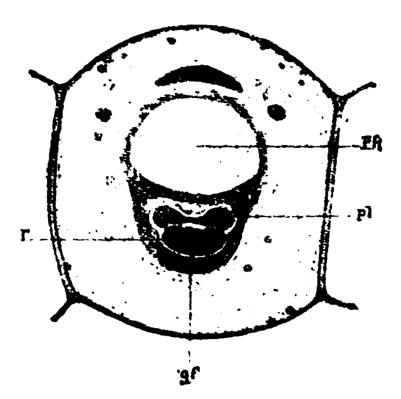


Fig. 5. — Coupe transversale d'un doigt sur un fœtus de lapin long de 5 cm. 5, au niveau de la tête de la première phalange. — Même légende que sur la figure 4. Du côté dorsal de la phalange, on voit la section du tendon extenseur qui se continue partout avec le tissu conjonctif environnant.

encore de mouvement. Le mouvement est même impossible, puisque toutes sont réunies par du tissu conjonctif qui transforme l'ensemble en une masse partout continue.

En étudiant ces mêmes organes sur un fœtus long de 5 cm. 5, on reconnaît aisément (fig. 5) que leurs rapports réciproques demeurent les mêmes, lorsqu'on examine des coupes passant au même niveau : mais une différence essentielle se manifeste, c'est que le

tissu conjonctif réticulé et muqueux, interposé auparavant entre ces organes, a disparu et a été remplacé par la cavité péri-tendineuse.

Il suffit, on le voit, d'un examen des plus sommaires pour constater la succession des phénomènes évolutifs qui aboutissent à la formation des bourses muqueuses et des cavités péri-tendineuses.

A l'origine, il n'y a pas de cavité : à la place qu'elle occupera, existe un tissu plein formant une masse commune qui relie les tendons aux tissus environnants (peau, nerfs, cartilage, etc.). Les gaines fibreuses sont reconnaissables également sous la forme de traînées plus denses dont la surface intérieure est continue avec le tissu conjonctif qui l'unit à la surface du tendon.

A mesure que les fibres se développent davantage dans le tendon ou la gaine fibreuse, le tissu conjonctif intermédiaire à ces organes devient clair, transparent et se transforme en tissu muqueux (gélatine de Wharton). Ensuite le tissu muqueux se fluidifie de plus en plus; enfin il disparaît par fonte totale en donnant naissance à la première synovie qui remplit la cavité muqueuse ou péri-tendineuse.

Ainsi la cavité péri-tendineuse ou la bourse muqueuse ne provient ni d'une fissuration ni de l'action mécanique exercée par la contraction des muscles embryonnaires. Elle se développe d'une façon analogue aux espaces périlymphatiques de l'oreille interne, par exemple, ou des cavités articulaires [1].

Les cavités péri-tendineuses ou bourses muqueuses sont le résultat d'une évolution spéciale du tissu conjonctif qui, à l'origine, soude les tendons aux parties périphériques.

Après l'étude de cette évolution morphologique, il nous reste à déterminer : 1° la nature de ce tissu conjonctif jeune qui précède les bourses muqueuses ou les cavités péri-tendineuses; 2° la façon dont prend naissance le tissu muqueux; 3° les phénomènes qui accompagnent la liquéfaction du tissu muqueux et déterminent la production de la cavité.

III. — Évolution du tissu conjonctif.

Pour étudier le développement du tissu conjonctif qui précède les bourses muqueuses et les cavités péri-tendineuses, j'ai dû examiner le tissu mésodermique qui constitue les ébauches des membres ou extrémités.

1. Voir Retterer, *Sur le mode de formation des Articulations* (Comptes rendus de la Société de Biologie, 29 décembre 1894).

Après m'être procuré une collection complète d'embryons de lapin, j'ai étudié, avec les procédés sus-mentionnés, leurs extrémités abdominales depuis leur apparition à l'état de tubercules ou de palettes jusqu'à l'époque où les membres laissent reconnaitre les rayons digitaux.

J'ai constaté que les tissus mésodermiques cutanés et sous-cutanés, de même que le tissu qui constitue les ébauches fibreuses et tendineuses, sont représentés à l'origine par des éléments dont le protoplasma est fusionné à la périphérie formant ainsi ce que j'appellerai le *tissu conjonctif primordial*. Il est bien entendu que je fais abstraction des éléments qui donnent naissance aux nodules cartilagineux des membres.

J'évite l'expression de *tissu conjonctif embryonnaire*, parce que ce terme a été employé tour à tour pour désigner le *tissu conjonctif primordial* et le *tissu réticulé à mailles pleines* (Voir p. 287).

J'examinerai d'abord la constitution du tissu conjonctif primordial, et ensuite la manière dont il se transforme dans les régions où il évoluera en *tissu réticulé*.

Non seulement il constitue la masse mésodermique des rudiments des membres, mais, pendant qu'à la base de ces organes il évolue en tissu réticulé ou fibreux, on continue à voir du côté distal se succéder les mêmes stades d'évolution à mesure que les pattes s'allongent et cela jusqu'à l'époque de la différenciation des doigts.

Cette constatation est des plus intéressantes au point de vue pratique, puisqu'elle permet d'étudier sur un seul et même embryon plusieurs *stades* successifs du tissu conjonctif.

1er Stade. — *Tissu conjonctif primordial.*

A. — ***Région où le tissu conjonctif primordial évolue en tissu réticulé.*** — Que l'on considère le tissu conjonctif qui constitue la masse des membres au moment de leur apparition ou celui qui continue à exister plus tard au niveau de l'extrémité distale, la forme primordiale du tissu conjonctif (fig. I, pl. V) se présente sous l'aspect d'une masse composée de noyaux ovalaires, serrés, que sépare et réunit en même temps une substance transparente et homogène. Cette substance inter-nucléaire est si peu abondante que l'espace qui sépare les noyaux voisins mesure à peine 1 à 2 μ. Elle forme un tout continu dans cet intervalle et, par son aspect et ses caractères, rappelle ce qu'on trouve dans certaines régions de l'épiderme

fœtal, dans les glandes dont la couche profonde ou génératrice est en voie de prolifération très active [1].

Si, d'autre part, nous examinons les traînées cellulaires (fig. II, pl. V) qui représentent l'ébauche des tendons fléchisseurs, par exemple, nous y voyons encore des noyaux dont le grand diamètre est orienté suivant le grand axe de ces organes. Les noyaux sont séparés et réunis en même temps par une masse moins homogène, puisque on y distingue déjà une substance vaguement fibrillaire et se colorant plus énergiquement que la partie hyaline.

En présence de ce tissu conjonctif primordial se posent les problèmes suivants : la substance inter-nucléaire représente-t-elle uniquement le protoplasma ou corps cellulaire des noyaux, ou bien existe-t-il déjà à ce stade primitif une substance inter-cellulaire répandue dans l'intervalle des cellules qui composent le tissu conjonctif primordial?

Lorsqu'on se borne à étudier des portions du tissu conjonctif primordial où les noyaux sont quiescents, il est impossible de donner une réponse positive à ces questions. Il en est de même quand on s'adresse à des tissus dont les éléments ont été fixés par le liquide de Muller ou les autres réactifs qui ne mettent pas en évidence les phénomènes de la karyokinèse. D'autre part, les réactifs dans la composition desquels entrent des acides sont également peu favorables à cette étude. Le réactif fixateur qui m'a donné les meilleurs résultats est, je le répète à dessein, le bichlorure de mercure (voir p. 257); en colorant les coupes avec les solutions sus-indiquées, il est ainsi relativement facile d'observer les faits suivants (fig. I, pl. V) : outre le noyau, qui présente la figure caractéristique de la division cellulaire, on voit apparaître de fins filaments protoplasmiques qui se colorent plus énergiquement et qui s'orientent autour du noyau en formant un fuseau achromatique.

En portant spécialement son attention sur les stades terminaux de la division cellulaire (stade dyaster), on constate que la distance qui sépare les deux noyaux-filles est la même que celle qu'on observe entre les noyaux de deux cellules au repos. La seule différence consiste dans l'aspect du protoplasma des cellules au repos et de celui qui est groupé autour des deux noyaux-filles. Le protoplasma de la cellule quiescente est hyalin, tandis que le proto-

1. J'ai insisté ailleurs sur ces faits; voir *Journal de l'anat. et de la physiol.*, 1888, p. 12, note.

plasma de la cellule en division montre des filaments qui fixent énergiquement les matières colorantes et qui sont orientés autour des deux noyaux-filles.

Ces modifications s'étendent jusqu'au milieu de l'intervalle compris entre le noyau qui est en division et les noyaux voisins qui sont au repos. Ce fait me semble suffisant pour conclure à l'absence d'une *substance inter-cellulaire*, puisqu'on ne peut admettre qu'en dehors du corps cellulaire même, les matériaux vivants, quoique élaborés par le protoplasma, puissent participer aux modifications de la karyokinèse.

Outre ces changements qui surviennent pendant la division cellulaire, il est impossible de constater, quels que soient les réactifs employés, l'existence d'une substance, d'un ciment indiquant la limite du protoplasma de deux cellules voisines. *Le tissu conjonctif primordial est ainsi constitué par des cellules dont le protoplasma se confond et se fusionne en une masse unique* (Voir p. 295).

B. — *Régions où le tissu conjonctif primordial devient tissu fibreux.* — Ici la substance inter-nucléaire présente déjà des filaments courts qui lui donnent un aspect vaguement strié en long. Au moment de la division cellulaire, on assiste à un groupement analogue à ce que j'ai décrit plus haut dans le protoplasma autour des noyaux-filles : au stade dyaster, ces noyaux sont séparés par une distance sensiblement égale à celle qui existe entre deux noyaux au repos.

En outre, comme pour le stade primordial du tissu conjonctif réticulé, le protoplasma des cellules en division présente des fibrilles plus colorables que dans les cellules quiescentes.

La substance inter-nucléaire qui se trouve entre les noyaux au repos offre partout les mêmes propriétés; il n'existe pas de caractère objectif qui permette d'admettre à côté du protoplasma une substance inter-cellulaire.

Les premières fibrilles qui se trouvent dans le tendon embryonnaire ou les gaines fibreuses se forment par conséquent dans le protoplasma même de la cellule conjonctive.

Voilà les faits d'observation qui comportent les conclusions suivantes, qu'il est aisé de vérifier sur les embryons de mammifères.

La substance qui sépare et réunit les noyaux du tissu conjonctif primordial représente uniquement et exclusivement le *protoplasma* ou *corps cellulaire* des *noyaux*. Les *cellules arrondies ou ovalaires du tissu conjonctif* au *premier stade de son développement ne sont*

pas réunies par une substance inter-cellulaire (substance amorphe ou fondamentale des auteurs); ***elles sont intimement accolées et se confondent par leur périphérie.***

L'individualité cellulaire ne se manifeste qu'au moment de la karyokinèse.

2ᵉ STADE. — *Apparition du réseau fibrillaire.*

Lorsque, de l'extrémité distale des membres naissants, on se dirige vers leur base, on passe insensiblement à un tissu sous-cutané plus clair et où les noyaux des cellules sont plus écartés. Les divisions cellulaires deviennent si rares qu'elles semblent faire défaut. Le tissu paraît plus transparent par ce fait que les noyaux sont plus distants les uns des autres et que la substance inter-nucléaire a augmenté dans leur intervalle. Cependant celle-ci continue à constituer une masse continue d'un noyau à l'autre, bien qu'elle ait changé d'aspect et de structure (fig. III, pl. V); le protoplasma, en effet, laisse reconnaître deux parties : l'une formant une mince zone au noyau, se colorant par les réactifs, moins énergiquement il est vrai que le noyau et présentant sur divers points de minces prolongements également colorables, dont la plupart, à ce stade, ne rejoignent pas encore ceux des cellules voisines (*substance fibrillaire*); l'autre partie du protoplasma, de beaucoup la plus abondante, offre les *mêmes caractères* que dans le premier stade, mais elle paraît plus transparente parce qu'elle est plus abondante.

En résumé, dans le deuxième stade, on remarque que les cellules conjonctives ont augmenté de volume; de plus, on voit apparaître dans ce protoplasma homogène une zone plus colorable entourant le noyau. Des prolongements fibrillaires se différencient à partir de cette zone fibrillaire et s'étendent vers la périphérie du corps cellulaire. Si l'on ne tient compte que du noyau, de la zone péri-nucléaire et des prolongements fibrillaires, on se croirait en présence de cellules anguleuses ou fusiformes dont les bords et les angles émettent de courts prolongements noyés dans une substance amorphe. Mais les phénomènes de la division cellulaire du stade précédent nous ont démontré que cette prétendue substance amorphe n'est que le protoplasma homogène de chacun des corps cellulaires.

3ᵉ STADE. — *Tissu réticulé à mailles pleines.*

Tout le tissu conjonctif sous-cutané des membres passe par les

stades précédents. Nous nous bornerons dans le présent travail à l'étude des phénomènes qui s'effectuent dans le tissu conjonctif existant à la place des futures bourses muqueuses ou cavités péri-tendineuses. Dans ces régions, le tissu conjonctif du deuxième stade subit rapidement les transformations suivantes : la taille des cellules s'accroît notablement en même temps que les fibrilles qui ont pris naissance dans la zone péri-nucléaire se multiplient et cloisonnent le protoplasma primitivement homogène. Celles-ci arrivent au contact des fibrilles des cellules voisines avec lesquelles elles se continuent. La figure IV, pl. V, donne une excellente idée de cette structure. Les fibrilles se hérissent en même temps sur tout leur trajet de branches latérales, qui, elles-mêmes, se divisent en ramuscules de plus en plus fins. Il existe, par conséquent, un réseau fibrillaire qui parcourt en tous sens le corps cellulaire et enserre dans ses mailles la portion du protoplasma restée homogène et qui mérite le nom d'*hyaloplasma*. Ce qui prouve que ce réseau fibrillaire s'est développé dans l'intérieur même du corps cellulaire, c'est que nulle part l'hyaloplasma n'existe séparément. Le protoplasma du tissu conjonctif primordial a élaboré partout une charpente spongieuse englobant l'hyaloplasma. Pas plus à ce stade qu'au début, on ne peut établir de limites entre le protoplasma d'une cellule et celui des cellules voisines. Après s'être accrues, ces cellules ont élaboré, d'une part un réseau figuré et, de l'autre, de l'hyaloplasma compris dans les mailles de ce réseau. Il ne s'agit nullement, comme on l'a décrit jusqu'aujourd'hui, de fibrilles qui seraient parties d'un corps cellulaire réduit pour s'allonger et traverser une substance inter-cellulaire.

Cette erreur résulte de ce qu'on a pris le protoplasma hyalin pour de la substance amorphe inter-cellulaire, de même qu'on a considéré la zone péri-nucléaire comme le corps cellulaire tout entier des cellules conjonctives.

A mesure que les membres des embryons s'allongent davantage, le tissu conjonctif sous-cutané et surtout celui qui se trouve dans le voisinage des tendons devient de plus en plus gélatineux et transparent. En effet, l'hyaloplasma augmente et se transforme en une substance qui présente tous les caractères de la substance muqueuse de la gélatine de Wharton, de celle qui remplit au début les cavités péri-lymphatiques de l'oreille interne, ou encore de celle qui forme le corps vitré.

4ᵉ STADE. — *Tissu réticulé à mailles vides.*

Au niveau des bourses muqueuses et des cavités péri-tendineuses, le tissu réticulé à mailles pleines subit rapidement les modifications suivantes : les fibrilles deviennent moins nettes, leur nombre diminue, de sorte que leurs mailles semblent s'élargir (fig. V, pl. V). Ce n'est que dans la zone péri-nucléaire qu'elles persistent. D'autre part, la substance muqueuse devient plus fluide et disparaît sur de larges surfaces.

C'est ainsi qu'on voit se former de larges aréoles vides, cloisonnées encore de distance en distance par des fibres ou des lamelles qui partent d'une travée plus épaisse (fig. VI, pl. V).

Le développement nous fait ainsi assister à un fait important, sur lequel je reviendrai avec plus de détails; c'est le suivant : les *espaces qui se produisent dans le tissu conjonctif, plein à l'origine, sont intra-cellulaires et non inter-cellulaires.*

Outre ces modifications qui portent sur le réseau fibrillaire et la substance muqueuse, on en observe d'autres sur un certain nombre de cellules. A mesure que les fibrilles se résolvent en filaments plus fins (fig. V), la zone périnucléaire s'épaissit et forme une masse arrondie qui se détache de plus en plus nettement de la substance muqueuse, bien qu'on puisse, à un grossissement très fort, constater encore l'existence des prolongements très fins (fig. V).

Pendant que la substance muqueuse se fluidifie, les restes des cellules primitives uniquement constitués par le noyau et la zone fibrillaire péri-nucléaire prennent des formes variées (fig. V et VI) : les uns deviennent fusiformes (en *f*), les autres restent arrondis avec un corps cellulaire volumineux, d'autres encore se réduisent pour ainsi dire au noyau, parce que la zone protoplasmique se distingue à peine de la substance nucléaire.

En un mot, nous voyons apparaître dans un tissu muqueux à mailles pleines, loin des vaisseaux sanguins, des cellules qui présentent tous les caractères d'éléments décrits sous le nom de *globules blancs* ou leucocytes avec leurs diverses variétés (lymphocytes, lymphoblastes).

Telles sont les observations qu'il est aisé de vérifier sur les embryons et qui, suivies stade par stade, m'autorisent à conclure ainsi : *Le tissu conjonctif primordial, en passant du stade de tissu réticulé à mailles pleines à celui de tissu réticulé à mailles vides,*

non seulement perd la substance muqueuse, mais quelques-uns des restes cellulaires étoilés ou fusiformes subissent des transformations telles qu'ils prennent la forme et les caractères des éléments décrits sous le nom de globules blancs.

5e Stade. — *Disparition du tissu réticulé à mailles vides.*

A mesure que la substance muqueuse continue à se fluidifier, en même temps que les fines branches du réseau disparaissent, le tissu conjonctif prend l'aspect d'une gaze ou de tissu aréolaire étendu entre les parties voisines (fig. VI, pl. V). Sur d'autres points (fig. VII), des espaces vides (*vv*) se forment dans l'intervalle des traînées de tissu muqueux (*tt*), première trace de l'apparition de la bourse muqueuse ou de la cavité synoviale.

Plus tard, cette fluidification atteint également les dernières traînées muqueuses, et c'est ainsi que s'établit la cavité complète de la séreuse.

Les stades muqueux et réticulé sont suivis sur le pourtour des tendons d'un autre stade final, représenté par la disparition des restes des éléments cellulaires. La charpente fibrillaire renfermant le noyau perd elle-même ces connexions avec la charpente des cellules voisines; la masse fibrillaire et le noyau s'atrophient et, à la place du tissu réticulé, on voit une cavité : c'est la cavité *péri-tendineuse* ou *bourse muqueuse*.

Résumé de l'histogénèse des bourses muqueuses et des cavités péri-tendineuses.

Pour résumer les faits précédents, je ne puis mieux faire que de citer les points principaux de la note que j'ai communiquée à ce sujet à la Société de Biologie, le 11 janvier 1895.

1° *Tissu conjonctif primordial.* — Le tissu muqueux des membres est précédé par un tissu que j'appelle tissu *conjonctif primordial.* Ce tissu se présente sous la forme de noyaux ovalaires, serrés, que sépare et réunit en même temps une substance transparente et homogène. Cette substance *inter-nucléaire* forme une masse continue entre les noyaux qui ne sont distants que de 1 à 2 μ.

Lorsqu'on examine ce tissu soit pendant l'état de repos des élé-

ments, soit à l'aide de réactifs qui ne mettent pas en évidence les phénomènes de la division cellulaire, il est impossible de décider si la substance internucléaire représente uniquement le protoplasma homogène de ces cellules jeunes ou bien s'il n'existe pas déjà à cette époque une substance *inter-cellulaire*, interposée entre les corps cellulaires du tissu.

Si, au contraire, on a fixé le tissu par le réactif sus-mentionné et que l'on porte son attention sur les noyaux en voie de karyokinèse, il est facile de constater les faits suivants dans les stades terminaux de la division cellulaire (dyaster) : tandis que, dans l'intervalle des noyaux au repos, la substance est homogène, elle présente, sur le pourtour du noyau en division, une zone péri-nucléaire avec des filaments fixant énergiquement les matières colorantes; ces filaments sont orientés autour des deux jeunes noyaux (*noyaux-filles*) et forment le fuseau achromatique. Cette modification s'étend jusqu'à la ligne idéale passant par le milieu de l'espace qui sépare les noyaux-filles des noyaux voisins au repos. Au delà de cette ligne, la substance inter-nucléaire a conservé son caractère homogène.

Ce fait permet d'affirmer que la substance inter-nucléaire du tissu conjonctif primordial dérive uniquement du protoplasma des cellules, sans interposition de substance inter-cellulaire. Le tissu conjonctif primordial n'est donc constitué que par des cellules, qui, non seulement sont intimement juxtaposées, mais dont le protoplasma est fusionné en une masse unique. L'individualité, ou mieux encore l'autonomie cellulaire, ne se manifeste qu'au moment de la division cellulaire.

2° *Apparition du réseau fibrillaire*. — A mesure que le protoplasma homogène augmente, les divisions cellulaires deviennent plus rares dans ces cellules à corps cellulaires fusionnés. Puis, on constate l'apparition, autour du noyau d'une zone plus colorable et pourvue sur plusieurs points de minces prolongements qui s'étendent à travers le protoplasma périphérique toujours homogène. Les prolongements présentent les caractères d'une masse fibrillaire qui a pris naissance sur la zone périnucléaire du protoplasma hyalin. A partir de ce stade, nous distinguerons ainsi dans les cellules conjonctives une zone péri-nucléaire et une masse fibrillaire.

Jusqu'à ce jour, les auteurs ont négligé, dans l'étude du tissu conjonctif, les phénomènes qui précèdent l'apparition du réseau fibrillaire.

Ils ont considéré à tort la zone périnucléaire et la masse fibrillaire comme formant tout le corps cellulaire ou protoplasma et ont dû rejeter le protoplasma homogène en dehors de la cellule pour l'appeler *substance inter-cellulaire* (Voir p. 287).

3° *Tissu réticulé à mailles pleines.* — Le réseau d'une cellule se développant davantage arrive au contact des fibrilles des cellules voisines et forme avec ces fibrilles un tout continu, puisque le protoplasma des cellules conjonctives est fusionné à leur périphérie. De plus, les fibrilles deviennent de plus en plus nombreuses et présentent sur leur trajet des branches latérales qui parcourent et cloisonnent le protoplasma en tous sens. Ainsi, après avoir débuté près de la zone péri-nucléaire, le réseau fibrillaire est élaboré dans toute la masse protoplasmique, qui par suite se différencie partout : 1° *en réseau fibrillaire*, 2° *en hyaloplasma.*

En ne décrivant comme protoplasma que la zone périnucléaire et le réseau fibrillaire, les auteurs ont appelé *corps fibroplastiques, cellules plates, cellules fixes du tissu conjonctif* ces portions de cellules pourvues d'un noyau et d'une masse fibrillaire.

4° *Tissu réticulé à mailles vides.* — En même temps que le réseau fibrillaire développe ses ramifications, l'hyaloplasma s'accroît et se modifie pour prendre les caractères de la substance muqueuse.

Deux phénomènes contribuent à transformer le tissu réticulé à mailles *pleines* en tissu réticulé à mailles *vides* : d'une part, les fibrilles latérales deviennent moins nettes et semblent s'atrophier; de l'autre, la substance muqueuse se fluidifie, de sorte qu'il se produit de larges aréoles vides ou *vacuoles.*

Jusqu'à ce jour, on a décrit les mailles du tissu conjonctif comme des espaces *inter-cellulaires*, fentes lymphatiques des auteurs, etc.; le développement montre que ce sont des espaces intra-protoplasmiques, c'est-à-dire *intra-cellulaires* qui résultent de la fonte du protoplasma.

A mesure que le tissu conjonctif se transforme en tissu réticulé à mailles vides, un grand nombre des cellules qui ont perdu leur hyaloplasma et les branches les plus fines de leur réseau restent à l'état d'éléments fusiformes ou étoilés; d'autres perdent tous leurs prolongements et se transforment en cellules qui ne possèdent plus que la zone péri-nucléaire et quelques prolongements; ces derniers disparaissant, les cellules prennent tous les caractères des éléments

libres du tissu conjonctif communément désignés sous le nom de *globules blancs*.

5° — *Disparition du tissu réticulé à mailles vides*. — A l'endroit des cavités séreuses, on voit enfin les résidus cellulaires du tissu réticulé à mailles vides subir une atrophie totale, et c'est ainsi que s'établit la cavité définitive.

Les cavités séreuses ne sont nullement des interstices intercellulaires (fentes lymphatiques); elles succèdent à l'évolution et à la fonte de tous les éléments constitutifs d'un territoire conjonctif.

Il me semble intéressant de faire la remarque suivante en ce qui concerne la structure variable du protoplasma aux divers stades de l'évolution du tissu conjonctif. Au début, la cellule conjonctive possède un protoplasma homogène (à l'état de repos); dans les stades suivants, les fibrilles qui y apparaissent lui donnent d'abord une structure *fibrillaire*, puis *alvéolaire* et enfin *réticulée*. Ces diverses structures sont donc réelles, mais elles varient selon l'âge de l'élément.

Cette notion fondamentale permet d'affirmer que les diverses théories émises sur la structure du protoplasma répondent à la nature des choses. Seulement, au lieu d'opposer les résultats des uns aux conclusions des autres, il serait préférable de comparer les stades analogues et de voir si les phénomènes se déroulent partout dans le même ordre [1].

IV. — Développement des synoviales, bourses muqueuses et cavités péri-tendineuses.

L'étude des figures du texte montre qu'à l'origine toute la surface du tendon est reliée par du tissu conjonctif aux parties environnantes. En examinant les couches les plus voisines du tendon, on voit qu'à ce niveau le tissu conjonctif présente des éléments dont la disposition et l'orientation sont spéciales : ces éléments forment, en effet, plusieurs assises superposées et concentriques au grand axe du tendon. C'est ce qu'on observe également du côté des gaines fibreuses.

En étudiant les stades ultérieurs, on constate que dans ces cou-

1. Voir Delage, *La structure du protoplasma et les théories de l'hérédité*, 1895.

ches péri-tendineuses ou dans celles qui limitent la surface des gaines tendineuses, les cellules prennent une forme allongée et aplatie parallèlement à la future surface de la cavité tendineuse ou séreuse. Quant au protoplasma, il s'ordonne autour du noyau ovalaire (fig. VII, *gf*, pl. V), de telle sorte qu'il se trouve beaucoup plus abondant du côté de chacune des extrémités. La portion protoplasmique qui correspond à chacune des faces des cellules est plus réduite, mais se continue sans limite distincte avec le protoplasma des cellules voisines. Tandis que la couche péri-nucléaire forme une plaque aplatie dont les bords sont continus avec les plaques de la même série, il se produit dans le protoplasma qui correspond aux faces des cellules une différenciation analogue à celle des éléments du tissu conjonctif lâche : la masse fibrillaire prend l'aspect de fibres, de lamelles ou de cloisons, dans l'intervalle desquelles se trouve un protoplasma homogène ou *hyaloplasma*. Cet hyaloplasma peut subir une fonte plus ou moins complète, de sorte qu'il en résulte des espaces ou vides irréguliers, analogues à ceux que nous avons étudiés dans le tissu conjonctif lâche. Dans les gaines fibreuses, de même que dans le tissu réticulé, ces espaces sont ainsi *intra-protoplasmiques* et ne représentent pas des cavités inter-cellulaires.

La gaine péri-tendineuse (feuillet viscéral de la synoviale) présente une évolution analogue, avec cette différence que ses couches profondes sont plus ou moins lâches et se continuent avec le tissu conjonctif intra-tendineux.

Ces faits permettent de comprendre la façon dont se produit la surface lisse et polie des cavités péri-tendineuses ou bourses muqueuses : à mesure que le tissu de la future cavité subit l'évolution muqueuse, puis la fluidification, on voit la fonte protoplasmique s'étendre sur toute la portion de l'assise cellulaire qui limite la gaine fibreuse ou péri-tendineuse (fig. VII *gf*).

Les cellules superficielles de la gaine fibreuse ou de la couche péri-tendineuse représentent ainsi des éléments conjonctifs analogues à ceux qui constituent la masse de la gaine fibreuse ou de la couche péri-tendineuse. A l'origine, chacune de ces cellules est formée par un noyau, une couche péri-nucléaire homogène, une masse fibrillaire unie à celle des cellules des assises voisines. A mesure que le tissu conjonctif précédant la cavité se fluidifie, toute la portion interne ou libre de ces éléments superficiels subit une fonte semblable et il ne reste du côté de la cavité que la zone péri-

nucléaire avec le noyau formant le revêtement lisse de la surface de la bourse muqueuse et de la cavité péri-tendineuse. La surface adhérente de ces éléments superficiels continue à être constituée par des prolongements fibrillaires et de l'hyaloplasma, comme les autres assises de la gaine fibreuse ou péri-tendineuse.

Ce sont ces éléments superficiels qui deviennent les *cellules endothéliales*. Celles-ci ne sont donc que des portions de cellules dont la partie ou face adhérente a la même structure que les autres cellules de la gaine fibreuse ou synoviale, tandis que la face libre est devenue lisse grâce à la fonte de tout le protoplasma (masse fibrillaire et hyaloplasma) qui unissait à l'origine cette assise cellulaire au tissu préexistant à la cavité elle-même.

V. — Historique et critique.

Nous diviserons également cette partie de notre étude en deux chapitres : l'un relatif aux bourses muqueuses et aux cavités péri-tendineuses, l'autre comprenant les hypothèses émises sur l'histogénèse des tissus conjonctifs muqueux et réticulé.

A. — *Historique des bourses muqueuses et des cavités péri-tendineuses.*

1° Période anatomique. — L'étude se borne à l'inspection et à la dissection. — Fourcroy [1] a tracé de main de maître l'histoire des premières notions qu'on avait sur les *capsules muqueuses*. « Winslow paraît être, dit-il, le premier qui ait annoncé l'existence de ces productions membraneuses; car il ne faut point les confondre avec les parties que les anatomistes avaient appelées avant lui *membranes musculaires*, et sur lesquelles il s'était élevé entre eux plusieurs discussions savantes. Ces membranes des muscles environnent leurs faisceaux charnus, en pénétrant et en séparant les fibres; celles dont nous nous occupons ici sont propres aux tendons et ne se rencontrent jamais sur leurs fibres musculaires; Winslow leur a donné le nom de *gaine membraneuse*, de *membrane mucilagineuse* et quelquefois de *capsule ligamenteuse*; ce qui fait voir qu'il en avait reconnu de différentes consistances. François-Maurice Duverney en fait mention dans son ouvrage sur l'art de disséquer les muscles. Albinus a fait plus d'attention à ces parties accessoires des tendons que les deux anatomistes précédents. Il a décrit plusieurs de ces capsules avec plus de soin; et il a observé les principales et les plus remarquables; il a surtout insisté sur celle qui est placée sous le tendon de l'iliaque. » Haller (cité par Fourcroy) admet dans les gaines tendineuses une graisse

1. De Fourcroy, *Mémoire pour servir à l'histoire anatomique des tendons* (Mémoires de l'Académie des Sciences, 1785, p. 392).

glanduleuse et une humeur muqueuse qui contribue à donner le poli et le brillant aux surfaces des tendons.

Selon Fourcroy, ces organes sont formés par un tissu lâche, comme pulpeux, et se trouvent remplis d'une humeur visqueuse et collante semblables à du mucilage. — Ce même auteur les appelle aussi *capsules synoviales*, parce qu'elles présentent des paquets graisseux remplis de grains glanduleux, semblables aux glandes synoviales des cavités articulaires. Fourcroy dit que les capsules muqueuses des tendons sont souvent des productions du périoste ou de la membrane propre aux cartilages ou aux ligaments; il paraît que la substance tendineuse contribue quelquefois elle-même à leur formation.

A. Monro jeune [1] s'applique à la même époque à décrire la répartition des bourses muqueuses qu'on trouve dans le corps humain.

Ces extraits montrent que les anatomistes du XVII[e] et du XVIII[e] siècle se bornèrent à constater l'existence des cavités synoviales tendineuses et muqueuses.

Au début de ce siècle, Bichat [2] fait rentrer les *synoviales tendineuses* dans le système des séreuses.

Il considère « toute membrane séreuse comme un sac sans ouverture déployé sur les organes respectifs qu'elle embrasse, et qui sont tantôt très nombreux comme au péritoine, tantôt uniques comme au péricarde, enveloppant ces organes de manière qu'ils ne sont point contenus dans sa cavité et que s'il était possible de la disséquer sur leur surface, on aurait cette cavité dans son intégrité. Ce sac offre, sous ce rapport, la même disposition que ces bonnets reployés sur eux-mêmes. dont la tête est enveloppée pendant la nuit, comparaison triviale, mais qui donne une idée exacte, de la conformation de ces sortes de membranes. »

Quant à la structure des séreuses, Bichat arrive, par les procédés d'étude dont il dispose (action des acides, ébullition, macération), aux résultats suivants : « Les membranes séreuses sont constituées par un tissu analogue et même identique à celui du tissu cellulaire. « Presque tout cellulaire, dit Bichat [3], il (le tissu séreux) ne diffère de ce système (cellulaire) dans sa forme commune, que par un degré de condensation, que par le rapprochement et l'union des cellules (espaces) qui se trouvent écartées dans l'état ordinaire. En un mot, le système synovial a, comme le système séreux, la forme d'un sac sans ouverture, une texture cellulaire et des fonctions consistant dans une alternative d'exhalation et d'absorption. »

Quant au mode de formation des séreuses, Bichat (*loc. cit.*, p. 82, et *Anatomie générale*, p. 113) leur reconnaît une origine identique à celle

1. A. Monro, *Description of all the bursae mucosae*, Edingburgh, 1788.
2. *Traité des membranes*, p. 76, 1802.
3. *Anat. générale*, p. 127, t. IV, 1821.

des autres organes. Il s'élève contre l'opinion des auteurs qui attribuent à la pression mécanique la formation des membranes séreuses et le poli de leur surface. Il pense que leur origine est la même que celle des autres organes; que ces membranes commencent et se développent avec eux.

Enfin en ce qui concerne l'existence de certaines bourses muqueuses, Bichat (*Anat. gén.*, t. IV, p. 195) ajoute : « Il y a plusieurs synoviales dont l'existence est variable; telle est, par exemple, celle du grand fessier, à la place de laquelle on ne trouve souvent qu'un amas cellulaire. »

Bichat montra ainsi le premier la nature des parois, des cavités tendineuses et des bourses muqueuses; c'est *du tissu cellulaire*, c'est-à-dire *conjonctif condensé*.

Ces organes creux se développent comme les organes pleins. Où Bichat s'est égaré, c'est quand il a voulu distinguer une portion invaginée, ou feuillet viscéral, et une portion extérieure, ou feuillet pariétal, l'une faisant suite à l'autre.

La conception de Bichat a fait fortune, et se retrouve aujourd'hui encore dans les livres d'anatomie descriptive.

Dans l'édition de 1821 de l'*Anatomie générale* de Bichat, P.-A. Béclard résume ses propres idées sur les membranes muqueuses (t. IV, p. 202) : « Sous ce rapport, savoir que certaines parties de ce système manquent quelquefois et sont alors remplacées par du tissu cellulaire, le système synovial des tendons se confond plus peut-être que le séreux et le synovial articulaire avec le cellulaire. Mais, en outre, ce dernier se rapproche en beaucoup d'endroits, par sa disposition, des bourses muqueuses ou membraneuses synoviales des tendons. Partout où se passent de grands mouvements, le tissu cellulaire est lâche, lamelleux, abreuvé de fluides; ses lames sont séparées par de larges intervalles imitant plus ou moins exactement la cavité des membranes séreuses ou synoviales, de sorte qu'on peut dire réellement que ces membranes existent en rudiment partout où ces sortes de mouvements s'opèrent. C'est ce que l'on voit à la cuisse, entre le tendon du droit antérieur et celui du triceps, entre le biceps et le brachial antérieur, au bras, etc. Il y a même une sorte de gradation, suivant la mobilité des parties, dans cette disposition des tissus cellulaires : les téguments du dos de la main, ceux qui recouvrent la face antérieure de la rotule, l'apophyse olécrâne, l'acromion, ont au-dessous d'eux, à cause de leurs glissements fréquents, un tissu cellulaire qui ressemble déjà à celui que l'on trouve autour des tendons, quelquefois même de véritables bourses muqueuses. Enfin, là où les frottements sont très marqués, comme entre les tendons et les os, celles-ci sont à peu près constantes. On les trouve même, presque constamment, à un degré de développement plus ou moins grand, entre la peau et les os, dans les endroits où ces parties ont des mouvements fréquents, comme au

coude, au genou, en sorte qu'il y a le plus souvent des bourses muqueuses sous-cutanées, comme il y en a de tendineuses. »

P.-A. Béclard indique ainsi nettement l'existence des cavités tendineuses, des bourses muqueuses, partout où il y a mobilité des parties. Quant à leur mode de production, il ne cherche pas à l'élucider.

Malgaigne [1] décrit comme une variété du tissu cellulaire (conjonctif) celui qu'on rencontre au scrotum, autour des articulations, des gros troncs vasculaires, et partout enfin où il se passe des mouvements très étendus. « Il semble, dit-il, que ce soient ces cellules dilatées qui donnent naissance aux kystes séreux; du moins il ne se produit pas accidentellement de nouveaux mouvements très considérables dans une région, que ce tissu ne s'y organise en bourses muqueuses ou synoviales; et dans l'état normal, on peut lui rapporter comme dépendance les bourses muqueuses qu'on rencontre sous les tendons de certains muscles, et même sous la peau, là où elle glisse sur des saillies osseuses, comme à l'olécrâne et à la rotule. »

P. Padieu [2] s'élève contre l'expression de bourses muqueuses. Il préfère le terme de *bourses synoviales*, donné par Béclard, et il prétend que ces organes sont des membranes séreuses dans leur plus grand état de simplicité. Elles résultent d'une modification du tissu cellulaire, aux dépens duquel elles se sont formées. C'est, on peut le dire, une grande cellule fermée en général de toutes parts, à la manière des membranes séreuses.

Ce passage semble montrer que Padieu considérait déjà chacun des organes séreux comme un interstice de tissu conjonctif énormément agrandi.

Cruveilhier [3] appelle les bourses séreuses « des *capsules synoviales* dont les unes sont congénitales et entrent dans le plan primitif de l'organisation, et dont les autres sont accidentelles et le résultat du frottement. »

Au lieu de se borner à l'adulte, Velpeau cherche à interroger le jeune âge et à connaître le mode selon lequel se développent les bourses séreuses et les cavités tendineuses. Malheureusement son procédé d'étude se réduit à la simple inspection et à la dissection.

Aux divers âges de la vie utérine, dit Velpeau [4], sur le cadavre de

1. *Traité d'Anat. chirurgicale*, 1838, p. 84.
2. *Des Bourses séreuses sous-cutanées*, etc., 1839, Thèse de Paris.
3. *Traité d'Anatomie descriptive*, t. IV, p. 7, 1852.
4. *Recherches sur les cavités closes*. (Annales de la chirurgie française et étrangère, t. VII, 1843).

jeunes sujets, sur les adultes ou les vieillards, j'ai trouvé, à la place de *sacs* ou de *membranes* fermées, de simples *surfaces* formant des cavités sans ouverture. Voici comment se développent, selon Velpeau, les *cavités synoviales tendineuses* (*loc. cit.*, p. 319) : « L'embryon ne possède point de cavités closes tendineuses. Ce n'est qu'à la fin du troisième mois que quelques-unes de ces cavités se laissent apercevoir. L'ordre de leur apparition est indiqué par l'époque où chaque muscle correspondant commence à imprimer des mouvements aux parties sur lesquelles il se fixe, Aussi est-ce autour des grandes brisures qu'elles se manifestent d'abord, et en est-il un bon nombre qui ne se forment qu'après la naissance. Quand les tendons commencent à être distincts, ils représentent de petits cordons comme perdus dans la substance amorphe. Aucune cavité n'existe encore entre eux et les parties voisines.

« L'obligation où ils sont de plus en plus, à mesure que leur longueur se complète, de changer de place, selon leur longueur, de se raccourcir ou de s'allonger, sous l'influence de l'action musculaire, les force à glisser sans cesse au milieu de la substance qui les invisque. Or c'est de cette action, de ce phénomène que résulte l'établissement des cavités synoviales tendineuses. On voit peu à peu les couches de la substance les plus rapprochées du tendon s'allonger, se tasser, revêtir l'aspect de lamelle, puis se régulariser, offrir une paroi libre, polie, lisse et humide, sous l'influence des frottements répétés de l'organe mobile, contre les couches fixes dont il faisait d'abord partie. Ce mécanisme est le même, quoique à des différents degrés, pour toutes les toiles et bourses synoviales tendineuses; de sorte que ces cavités apparaissent tôt ou tard selon que les mouvements, que les fonctions du tendon qu'elles doivent avoisiner sont plus ou moins précoces. » Plus loin (p. 325), Velpeau ajoute : « Au devant des doigts, il semble que, dans le principe, les os, les tendons et leur étui fibreux ne fassent qu'un seul et même corps. Dans la dernière moitié du troisième mois, la densité différente des tissus laisse déjà entrevoir la possibilité d'une cavité synoviale ; ici cette cavité s'établit par la pression et le frottement simples. C'est la surface du tendon qui, se durcissant de plus en plus, pendant que son enveloppe ostéo-fibreuse se régularise, amène en réalité l'existence de la coulisse. Se détachant en quelque sorte du devant des phalanges d'arrière en avant pendant la flexion, les tendons fléchisseurs des doigts sont retenus, par une sorte de ruban d'abord gélatineux, ensuite fibro-celluleux, puis véritablement synovial, qui les empêche d'abandonner absolument la face antérieure de la première et de la deuxième phalange. »

Velpeau n'ayant aucune connaissance des éléments anatomiques, c'est-à-dire des cellules protoplasmiques, a considéré comme *substances amorphes* le tissu conjonctif mou qui est interposé à l'origine entre le tendon et la gaine tendineuse. De là sa conception si grossière du frottement servant à liquéfier la substance amorphe et à creuser les cavités.

Dès 1868, Heineke [1] s'élève contre l'opinion qui attribue l'existence des cavités séreuses aux mouvements : « On trouve déjà des bourses muqueuses et toutes les gaines tendineuses sur l'embryon de six ou sept mois. » Il en conclut que ces cavités sont des organes héréditaires. A la place des cavités séreuses ou muqueuses, on trouve chez le fœtus du tissu conjonctif lâche.

A. Richet [2] adopte l'opinion de Padieu et considère les bourses séreuses ou muqueuses comme des dilatations des aréoles du tissu cellulaire et explique de la façon suivante leur mode de formation : « Les aréoles du tissu cellulaire soumises à des compressions et des distensions répétées tantôt dans un sens, tantôt dans un autre, se laissent peu à peu allonger et distendre et quelques-unes des lamelles intercellulaires se rompent. Bientôt, là où n'existaient d'abord que quelques aréoles naturelles se trouve constituée une cavité plus ou moins spacieuse, conservant encore, comme témoignage de son origine première, ces filaments, ces faisceaux qui la traversent et la divisent. »

Quant aux cavités ou bourses synoviales tendineuses, elles forment selon A. Richet, un ordre plus élevé dans l'organisation du système séreux que les précédentes... « Ici existent des parois membraneuses plus fines, quelquefois faciles à isoler sur quelques points, se rapprochant par conséquent davantage des grandes séreuses, et de plus par une existence constante. Toutefois, elles offrent encore des brides celluleuses se portant d'une paroi à l'autre, en attestant leur mode de formation aux dépens de lamelles du tissu cellulaire; elles manquent aussi d'épithélium. »

2° *Période histologique. — L'examen microscopique se borne à l'état adulte ou comprend l'étude d'un seul stade : dissociation, coupes et nitratation.* — Henle [3] le premier avança que les cavités articulaires étaient revêtues d'une assise épithéliale.

Todd et Bowmann [4] confirmèrent chez le fœtus l'opinion de Henle, à savoir que toute la cavité articulaire (cartilage et synoviales articulaires) serait revêtue d'épithélium ou d'un pseudo-épithélium.

Reichert [5] est du même avis en ce qui concerne l'homme et les animaux pendant la vie embryonnaire et fœtale.

Brinton [6] considère la synovie comme formée par des cellules dont la membrane se déchire et le contenu s'écoule en un fluide séreux.

Tillmanns [7] met les synoviales au même rang que les séreuses véritables et leur décrit un revêtement endothélial complet.

Cornil et Ranvier [8] décrivent un revêtement *épithélial* à la surface des

1. *Die Anatomie und Pathologie der Schleimbeutel und Sehnenscheiden*, Erlangen, 1868, p. 7.
2. *Traité pratique d'anatomie médico-chirurgicale*, 5e édit., 1877, p. 59.
3. *Muller's Archiv*, 1838.
4. *Physiological Anatomy*, 1843, p. 90, 93, 127.
5. *Muller's Archiv*, 1849.
6. *Synovia and serous membrane*, 1847-1849 (Todd's Cyclopaedia of Anat. and Physiology, vol. IV, part 1).
7. *Archiv. f. mik. Anat.*, vol. X, 1874 et *Virchow's Archiv*, vol. 67, 1875.
8. *Manuel d'histol. pathol.*, 1re éd., 1869, p. 401 et 2e éd., 1884, p. 353.

synoviales qui font partie du groupe des séreuses formées de tissu conjonctif. Ils ajoutent : « Les cavités séreuses (bourses séreuses sous-cutanées et tendineuses) peuvent être considérées comme creusées au milieu du tissu conjonctif; elles sont recouvertes d'endothélium, endothélium qui correspond aux cellules du tissu conjonctif. Aussi ne serons-nous pas surpris de voir dans le tissu conjonctif lâche, en quelque endroit qu'on le considère, se développer des cavités accidentelles régulières ou cloisonnées, tapissées partout d'un endothélium. »

Subbotine [1] se range à l'avis de Cornil et Ranvier et arrive à ce résultat « que la synoviale représente une glande close ».

Schneidemühl [2] arrive à des résultats analogues.

Hüter [3], au contraire, tire de ses recherches les conclusions suivantes : « Les éléments qui se trouvent à la face interne des membranes synoviales appartiennent à une variété du tissu conjonctif riche en cellules. »

Schäfer [4] dit que les synoviales peuvent être regardées comme les surfaces libres du tissu conjonctif.

Tourneux et Hermann [5] regardent les synoviales « comme un tissu sans analogue dans l'économie, dérivant probablement du tissu cartilagineux ».

W. Krause [6] dit que les bourses synoviales ou muqueuses sont pourvues d'une surface intérieure lisse, mais manquent d'une membrane qu'on puisse isoler du tissu conjonctif ambiant. Le sac ou poche est limité par des faisceaux conjonctifs entre-croisés, disposés en réseau par places, de sorte que la bourse muqueuse montre des diverticules. Entre les faisceaux fibreux se trouve du tissu conjonctif lâche; la surface interne n'est pas revêtue d'une couche continue d'endothélium; mais elle présente des cellules conjonctives anguleuses, comme le revêtement tendineux.

Ch. Robin et Cadiat [7] adoptèrent les idées de Bichat sur le système *séreux*. Cependant Ch. Robin [8] ajoute que les séreuses des tendons et les bourses muqueuses diffèrent des séreuses splanchniques par rapport au fluide séparé et aussi quant à la disposition et à la texture. De plus, les bourses muqueuses manquent d'épithélium, tandis que les bourses tendineuses sont pourvues d'un épithélium semblable à celui des synoviales.

Hagen-Torn [9] a étudié certains stades embryonnaires; voici comment il comprend la formation de la fente articulaire, de même que celle des

1. *Recherches sur la structure des membranes synoviales* (Archives de physiologie, 1880).
2. *Archiv. f. w. u. prak. Thierheilk.*, Bd 10, 1884.
3. *Archiv. de Virchow*, vol. 36, 1866.
4. *Practical Histologie*, London, 1877, p. 161.
5. *Gazette médicale de Paris*, n° 19, 1880.
6. *Allgemeine u. mikroscop. Anatomie*, 1876, p. 96.
7. Art. SÉREUSE, Dictionnaire de Dechambre.
8. Dictionnaire de Littré et Robin.
9. *Entwickelung u. Bau der Synovialmembranen* (Arch. f. mik. Anat., t. 21, p. 657, 1882).

cavités tendineuses et des bourses muqueuses (p. 659) : « Le développement des vaisseaux sanguins et probablement la pression des extrémités cartilagineuses donnent lieu à une atrophie cellulaire, d'où résulte une fissure. C'est ainsi que le tissu conjonctif lâche subit une perte de substance, produisant une fente articulaire. Le tissu conjonctif environnant constitue la membrane synoviale, qui est donc de nature conjonctive. »

Sappey [1] fait rentrer les *séreuses* des tendons et les *bourses séreuses* dans le système séreux et il les décrit comme des membranes tapissées par un épithélium.

Bien que les recherches originales méritent seules d'être prises en sérieuse considération, il est toutefois avantageux de connaître l'opinion des ouvrages didactiques, parce qu'elle est l'expression de l'enseignement classique d'une école ou d'une époque. C'est à ce titre que je fais les citations suivantes :

Beaunis et Bouchard [2] sont de l'avis suivant : « Les bourses séreuses musculaires et tendineuses ont la structure des séreuses (épithélium pavimenteux simple et couche fibreuse sous-épithéliale), mais très souvent, à la suite des pressions et des frottements, l'épithélium tombe par places; dans ce cas, il peut arriver, et cela se rencontre dans les gaines synoviales tendineuses, que de la substance cartilagineuse se développe, soit sur le tendon, soit sur les parois de la coulisse qu'il traverse, dans les endroits où les pressions sont très fortes. »

B. Anger [3], en parlant de la région du genou, dit : « La couche sous-cutanée est formée d'un tissu cellulaire filamenteux, blanchâtre et comme fibreux; comme la peau glisse continuellement sur l'aponévrose et la face antérieure de la rotule, ce tissu cellulaire se résout le plus souvent en cavités synoviales constantes, mais qui, au point de vue de la forme, présentent de grandes variétés... L'inflammation de cette bourse séreuse donne lieu à la production d'un liquide séreux ou filant : c'est ce qu'on nomme l'hygroma. »

L.-H. Farabeuf [4] adopte, au point de vue descriptif, la conception de Bichat, tout en corrigeant cette théorie par celle de Velpeau, d'après laquelle les surfaces séreuses seraient produites par le mouvement.

Debierre [5] et Testut [6] décrivent les bourses séreuses ou muqueuses comme des cavités creusées dans le tissu conjonctif ou cellulaire. Debierre leur attribue un revêtement interne, formé par une couche de cartilage.

Pour Debierre, les gaines tendineuses sont des dépendances des aponé-

1. *Traité d'anatomie générale*, 1894, 2e partie, p. 811.
2. *Nouveaux éléments d'anatomie descriptive*, 1868, p. 214.
3. *Nouveaux éléments d'anat. chirurgicale*, 1869, p. 962.
4. *Le système séreux* (Thèse d'agrégation, 1876).
5. *Traité élémentaire d'anat. de l'homme*, t. I, p. 289, 1890.
6. *Traité d'anat. humaine*, t. III, p. 12, 1894.

vroses, dont la surface interne est revêtue également d'une couche de cartilage.

Testut (*loc. cit.*, t. I, p. 487, 1889) fait rentrer les gaines synoviales tendineuses dans les vraies séreuses, c'est-à-dire qu'il leur décrit une couche conjonctive revêtue d'une assise de cellules épithéliales.

Inutile de citer l'opinion du dernier *Traité d'anatomie humaine* [1]; c'est l'hypothèse de Velpeau à peine remise à neuf. L'auteur ignore ou juge négligeables les résultats que depuis un demi-siècle nous devons à des méthodes précises et vraiment scientifiques.

Comme il ressort de cette longue revue, jusqu'à ce jour on s'était contenté d'imaginer plutôt que d'observer le développement réel des *bourses muqueuses* et des *séreuses péri-tendineuses*. Les premières résulteraient du glissement d'un organe mobile sur une surface. Quant aux secondes, on a supposé que le tendon pénètre peu à peu dans la cavité préformée ou produite par le mouvement et, à mesure qu'il s'y enfonce, il s'enveloppe d'une membrane. S'il n'y entre qu'à moitié, une partie restera adhérente aux parois et la séreuse sera décomposée en deux feuillets : l'un *pariétal*, tapissant la cavité ou coulisse de glissement, et l'autre *viscéral*, qui s'applique sur la partie du tendon enfoncée.

On pourrait trouver la preuve de ce mode de formation dans l'existence d'une sorte de pédicule, de repli comparable au mésentère. Ce mésotendon, étendu du feuillet viscéral au feuillet pariétal, aurait servi de soutien aux vaisseaux du tendon renfermé dans la synoviale.

Mais, pour ingénieuses qu'elles paraissent, ces vues ne sont que de simples artifices didactiques en contradiction constante avec l'observation. Nous avons vu, en effet (p. 261), qu'à l'origine tout le tendon est relié et soudé au tissu environnant. La future gaine existe en son lieu et place; autrement dit, pour employer le langage familier des anatomistes, c'est un *mésotendon* complet qui réunit contenant et contenu. La fonte du tissu conjonctif *plein* amène la production de la cavité, sauf sur quelques points où certaines portions du tissu conjonctif évoluent en lamelles ou brides plus ou moins vasculaires (*mésotendons*), qui sont des résidus de l'état embryonnaire.

Certains auteurs sont allés plus loin dans cette voie; ils ont rapproché et mis en série des faits d'anatomie comparée ou quelques

1. *Myologie* de Poirier, parue le 25 novembre 1895.

rares stades de développement et ont cru faire ainsi l'histoire des organes.

H. Welker [1], par exemple, a suivi ce procédé pour élucider le mode de formation des gaines synoviales autour des cordons tendineux. En étudiant la manière dont le tendon du biceps pénètre dans l'articulation de l'épaule, il semble indiquer le développement ontogénétique suivant : d'abord compris dans un repli de la synoviale, le tendon déprime de plus en plus cette membrane et s'invagine finalement dans l'intérieur de la cavité. Cette invagination progressive détermine ainsi la production d'un méso, qui disparaît progressivement et laisse le tendon complètement libre.

Comme nous l'avons vu (p. 269), les bourses muqueuses et les cavités péri-tendineuses succèdent à un tissu plein dont les cellules élaborent de la mucine, par un travail actif, et auquel succède la cavité par l'atrophie du résidu du corps cellulaire et du noyau.

Or, ces phénomènes évolutifs et l'établissement de la cavité s'effectuent chez l'embryon de lapin à une époque où les muscles sont incapables de produire un acte mécanique suffisant pour creuser des cavités. Les *cavités tendineuses* et les *bourses muqueuses* sont donc des *organes héréditaires* au même titre que les organes des sens ou le système nerveux.

Telle est l'origine des bourses séreuses ou muqueuses constantes, dites encore naturelles. Quant aux bourses séreuses *accidentelles* ou *professionnelles*, elles paraissent reconnaître une origine identique, puisque l'accumulation du liquide (*hygroma*) dans l'intérieur des bourses muqueuses ou séreuses se fait d'après un mécanisme analogue à celui de la production des bourses muqueuses constantes.

Sans nous arrêter aux hypothèses des anciens médecins qui regardaient la sérosité des bourses muqueuses comme le résultat de l'exsudation du sang, mentionnons l'opinion signalée par Virchow, pour qui elle représentait une sorte de fonte de la substance inter-cellulaire. Mais insistons surtout sur l'épaississement subi par les parois des bourses.

Pourquoi, d'une part, les frottements déterminent-ils la production d'une cavité, et pourquoi, de l'autre, ces mêmes frottements produisent-ils des parois plus épaisses et plus résistantes? Les anatomistes et chirurgiens ont constaté de tout temps ces faits, sans en démêler la cause. « Par leur surface externe, dit A. Richet [2], elles (les bourses muqueuses)

1. *Archiv. für Anatom. und Entwick.*, 1878, p. 24.
2. *Traité pratique d'anatomie médico-chirurgicale*, 5e édit., p. 58.

adhèrent intimement et se confondent sans aucune ligne de démarcation appréciable avec le tissu cellulaire environnant, dont on peut ainsi s'assurer qu'elles font réellement partie... L'épaisseur de leurs parois est le plus souvent assez difficile à apprécier en raison de cette circonstance qu'elles sont peu distinctes; toutefois, on peut dire que généralement elle est beaucoup plus considérable que celle des autres séreuses et qu'elle peut aller dans quelques cas, sinon pathologiques, au moins normaux jusqu'à *un centimètre.* »

S'il est possible de suivre tous les stades du développement des bourses séreuses ou synoviales *constantes* et héréditaires, il n'en est pas de même des bourses *accidentelles* ou *professionnelles.* Ces dernières se produisent dans les régions où l'on observe des glissements des parties superficielles sur les parties profondes ou *vice versa.*

Comment le mouvement est-il lié à la formation de ces cavités? Tant que leurs parois restent minces et qu'elles sont humectées intérieurement de peu de liquide, leur constitution ressemble à celle des bourses muqueuses constantes. Mais quand sous l'influence des pressions et des chocs répétés, les bourses muqueuses acquièrent des parois plus épaisses et qu'il s'y accumule plus de liquide, il est possible d'étudier le processus évolutif qui s'y effectue et de le comparer à ce qui se produit normalement pendant le développement des bourses synoviales constantes. De cette façon, on a pu se convaincre que *le frottement et les pressions ne creusent pas directement des cavités, mais agissent essentiellement en activant la prolifération cellulaire des parois de ces cavités. C'est à la suite de cette multiplication cellulaire qu'il y a d'une part épaississement de la bourse et de l'autre augmentation du liquide dans son intérieur.*

Tels sont les résultats connus depuis 1890 et dus à un travail de K. Schuchardt [1]. J'ai donné une analyse détaillée de ce mémoire dans la *Revue des sciences médicales.* Les faits rapportés par Schuchardt et rapprochés du développement embryonnaire jettent un grand jour sur cette question.

Je suis obligé de revenir sur les résultats constatés par Schuchardt, non seulement à cause de leur importance et de l'exactitude des procédés que cet observateur a employés, mais encore pour le motif suivant : un auteur [2] qui vient de publier des recherches d'anatomie descriptive sur les *bourses muqueuses prérotuliennes* fait un compte rendu ultra-fantaisiste et par suite tout à fait erroné du mémoire de Schuchardt.

Ce dernier savant a montré le premier que le rôle capital dans la formation de l'exsudat revient au tissu conjonctif lui-même, qu'il y ait une cavité préformée ou non. En effet, on voit d'abord les cellules conjonctives fixes de la paroi se diviser; puis le corps cellulaire de ces éléments augmente notablement de volume, de sorte que l'on assiste au développement de masses cellulaires de grandes dimensions, fusiformes

1. *Archiv. f. pathol. Anat. u. Physiol.*, Bd CXXI, Heft 2, p. 305, 1890.
2. *Journal de l'anat. et de la physiol.*, janvier-février 1896, p. 98.

ou étoilées. Enfin, ces masses se gonflent, leur protoplasma prend une apparence vitreuse et leur noyau s'atrophie.

Dans les premiers stades de son évolution, l'hygroma n'est qu'un nodule, une masse pleine de tissu conjonctif. Plus tard seulement les éléments cellulaires et les parties intermédiaires subissent la fonte et se transforment en sérosité, tandis que le tissu conjonctif environnant s'épaissit pour constituer la paroi de la poche.

Que l'hygroma prenne naissance à l'endroit d'une bourse séreuse préformée ou dans un point quelconque du tissu conjonctif, c'est par un processus cellulaire essentiellement actif que s'élabore la sérosité qui s'accumule dans sa cavité.

Si nous résumons l'ensemble de ces faits évolutifs qui ont trait aux bourses séreuses professionnelles, nous voyons que les pressions et les frottements produisent une irritation du tissu conjonctif. Cette irritation, loin de provoquer *à l'origine* la formation d'une cavité, donne naissance à une multiplication cellulaire et à un épaississement consécutif. Ce n'est que *secondairement* que les cellules de la partie épaissie élaborent une substance muqueuse qui, en se fluidifiant, a pour résultat l'extension de la cavité préexistante ou la formation d'une bourse muqueuse.

Qu'il s'agisse de bourses séreuses héréditaires ou accidentelles, c'est à un travail protoplasmique que ces cavités doivent leur existence.

B. — *Opinions relatives à la structure du tissu conjonctif réticulé et muqueux.*

Ce n'est pas le moment de reprendre l'historique du tissu conjonctif et de discuter les idées qu'on a émises sur l'origine des fibres conjonctives [1].

En ce qui concerne les tissus conjonctifs, dits *muqueux* et *réticulé*, nous aurons à examiner les questions suivantes :

1° Les fibrilles conjonctives se produisent-elles au sein du protoplasma ou en dehors de lui?

2° Existe-t-il une *substance intercellulaire*, des espaces *intercellulaires* ?

1. Je renvoie aux divers articles et mémoires que j'ai eu l'occasion de publier sur ce sujet :
Articles : EMBRYOPLASTIQUE et PLASMATIQUE, du Dictionnaire encyclopédique des sciences médicales, et *Découvertes récentes relatives au développement du tissu conjonctif* (Journal de l'anatomie et de la physiol., 1892, p. 211).

1° *Tissu muqueux.* — On donne le nom de tissu muqueux à celui qui constitue le *corps vitré*, le *cordon ombilical*, ainsi qu'à celui *qui précède les espaces périlymphatiques de l'oreille interne*. Il serait précédé lui-même par un tissu formé de cellules arrondies, puis étoilées et anastomosées : c'est le tissu formateur ou *embryonnaire* qui se transformerait en tissu muqueux grâce à l'augmentation de la *substance inter-cellulaire*.

Le tissu muqueux appartiendrait surtout aux organes embryonnaires ; il ne représenterait que des stades jeunes de l'évolution du tissu conjonctif et pourrait, selon Schiefferdecker [1], devenir « tissu conjonctif fibrillaire ou même élastique grâce à l'adjonction de fibrilles conjonctives et élastiques. »

Aussi Schiefferdecker considère-t-il le terme de tissu muqueux comme synonyme de celui de *tissu conjonctif embryonnaire*. Ce tissu prendrait naissance grâce à l'accumulation d'une substance amorphe plus ou moins entre les cellules conjonctives.

Telle est l'opinion généralement admise. Renaut cependant [2] professe une variante qu'il convient de signaler. Voici, en effet, comment il fait la description du *deuxième stade muqueux ou myxoformatif du tissu conjonctif* et comment il décrit la *différenciation du réseau des cellules fixes* :

« Dans ce stade, les cellules du tissu conjonctif embryonnaire, déjà spécialisées et devenues fixes comme le montre la perte de leurs mouvements amiboïdes, mais restées toutes semblables les unes aux autres et équivalentes entre elles, vont subir une modification qui leur donnera une forme définitive (fig. 51).

« En même temps paraîtront dans le tissu de nouveaux éléments cellulaires amenés par les vaisseaux. Ce sont les cellules migratrices; et c'est à ce moment que les espaces du tissu connectif, encore remplis par une substance fondamentale molle, se montreront avec les caractères de chemins libres des éléments figurés de la lymphe. »

Je ne puis m'expliquer une contradiction des plus fâcheuses que je remarque d'une page à l'autre dans le livre de Renaut : il avoue (p. 184) qu'il n'a pu constater les mouvements amiboïdes des cellules rondes du tissu conjonctif embryonnaire, et (p. 185) l'auteur admet et affirme que dans le stade muqueux ces mêmes cellules ont perdu leurs mouvements amiboïdes. On ne peut perdre que ce qu'on a possédé.

Nous serions curieux, d'autre part, de connaître le procédé qui a permis à Renaut d'observer l'arrivée « des éléments cellulaires amenés par les vaisseaux ».

L'histoire du stade muqueux aussi bien que celle du stade embryonnaire du tissu conjonctif, telle que nous la conte Renaut, ne repose que sur des à peu près et des rapprochements peut-être ingénieux, mais n'ayant évidemment rien de commun avec l'observation : c'est du pur développement littéraire.

1. *Gewebelehre de Schiefferdecker et Kossel*, 1891, p. 244.
2. *Traité d'histologie pratique*, t. Ier, 1889, p. 185.

2° *Tissu réticulé.* — On sait que Billroth, Eckhard, Heidenhain, His, Frey, Henle, Stieda, Luschka [1] ont découvert dans les ganglions et follicules lymphatiques, dans le chorion de certaines muqueuses un tissu dont la charpente constitue un réseau et dont les mailles sont remplies par des cellules arrondies. His a donné à ce tissu le nom d'*adénoïde*. parce qu'il est propre aux glandes ou ganglions lymphatiques. Kölliker, supposant que les cellules arrondies donnent naissance à des globules blancs, a proposé le nom de *tissu cytogène*.

Bien que mes observations ne portent que sur le tissu transitoire qui précède la cavité séreuse, il est nécessaire que je passe en revue les opinions relatives : 1° à l'origine et à la nature de la charpente du tissu conjonctif réticulé; 2° à la provenance des cellules arrondies; 3° à la signification des espaces ou mailles qu'on trouve entre les fibrilles.

a. Relations du réticulum avec les cellules de la charpente. — Dans le tissu réticulé en général, dans celui des ganglions lymphatiques en particulier, les uns admettent que le réticulum est indépendant des cellules; pour les autres, il est constitué par les prolongements cellulaires.

Leidig, Toldt, Frey, Krause, Orth, Schäfer [2] considèrent le réticulum comme formé par les cellules conjonctives étoilées, dont les prolongements s'anastomosent avec ceux des cellules voisines. A l'état jeune, il en est ainsi, dit Kölliker, mais chez les vieux animaux, les fibrilles apparaissent sur le pourtour et en dehors des cellules conjonctives.

Ellenberger, Sussdorf, Bizzozero, Ranvier et Klein, en se servant soit du pinceautage, soit du nitrate d'argent, arrivèrent au résultat suivant : la charpente réticulée est composée de fibrilles conjonctives; c'est à la surface de cette charpente que se trouvent les cellules et leurs prolongements anastomosés.

R. Heidenhain [3] consacre une étude spéciale au tissu réticulé du tube digestif et spécialement à celui qui forme le corps des villosités intestinales. Après avoir rappelé l'*ancienne* manière de voir d'après laquelle la charpente serait constituée par les prolongements anastomosés de cellules étoilées, Heidenhain décrit les travées conjonctives comme indépendantes des cellules étoilées; cependant, en consultant les figures qui accompagnent son mémoire, on constate que les prolongements des cellules étoilées prennent une forte part à la constitution de la charpente réticulée.

Ayant eu l'occasion d'étudier le *tissu réticulé* dans la bourse de Fabricius [4] dans les amygdales [5], j'ai pu établir que le centre de chaque follicule clos provient d'un bourgeon épithélial qui s'est développé comme une invagination glandulaire et qui ensuite s'est séparé de la surface épithéliale originelle. C'est là le fait capital dans l'évolution des follicules clos;

1. Voir *Handbuch*, de *Stricker*, p. 48.
2. Voir les indications bibliographiques dans l'*Archiv f. mik. Anat.*, Bd. 34, p. 209.
3. *Pfluger's Archiv*, Bd 43, Supplement-Heft, 1888.
4. Ce Journal, 1885, p. 370.
5. *Ibid.*, 1888.

tous les procédés de fixation et de coloration permettent de le vérifier, quand on se donne la peine de faire des coupes en série. Ces bourgeons épithéliaux se transforment en cellules arrondies ayant tous les caractères des cellules lymphoïdes; mais d'où vient le réticulum ou réseau qui les soutient. Ne possédant, à l'époque où j'ai fait ces recherches, que les notions classiques en ce qui concerne le développement des cellules et des fibrilles conjonctives, voici comment j'avais compris l'histogénèse du réseau d'après mes préparations et comme je l'ai indiqué encore au Congrès de la Société anatomique de Bâle (1895) [1]. Il m'avait toujours semblé que ce sont les cellules conjonctives ou mésodermiques qui s'allongent, poussent des prolongements étoilés et anastomosés et s'insinuent dans l'intervalle des éléments épithéliaux. « Il se pourrait faire cependant, ai-je ajouté, que le réticulum de la partie centrale d'origine épithéliale provienne de certaines cellules épithéliales. »

En étudiant l'évolution *histogénétique* du tissu réticulé des follicules clos dans toutes leurs parties (périphérique et centrale), et en employant de meilleurs procédés de fixation et de coloration, j'ai trouvé, comme je le montrerai bientôt, que les *ébauches uniquement épithéliales des follicules clos se transforment d'une part en cellules arrondies et de l'autre en charpente réticulée.*

H. Hoyer [2] a étudié ce même réseau dans les ganglions lymphatiques; il a employé les digestions artificielles de trypsine et il est arrivé à la conclusion que les fibrilles du réseau sont indépendantes des cellules étoilées.

Il me reste enfin à citer un travail de L. Demoor [3] qui a étudié la structure du tissu réticulé dans le thymus, le foie, les amygdales, la moelle osseuse, les ganglions lymphatiques et la rate aussi bien chez les animaux adultes et vieux que chez les nouveau-nés. Quel que soit l'organe où l'on a étudié le tissu réticulé, Demoor trouve que ce tissu est constitué par l'anastomose de cellules munies de prolongements.

b. Éléments arrondis du tissu réticulé. — L'opinion courante est que ces éléments sont des globules blancs, des cellules lymphatiques, qui sont sortis des vaisseaux pour pénétrer par migration dans les mailles du tissu réticulé.

On a étendu cette théorie au tissu conjonctif en général. C'est ainsi que Ranvier [4] assimile les membranes telles que le grand épiploon au tissu des ganglions lymphatiques : les travées conjonctives représentent le réticulum et les cellules arrondies qui en remplissent les mailles figurent les éléments lymphatiques.

Enfin on a établi des catégories de cellules lymphatiques. Heidenhain (*loc. cit.*) donne le nom de cellules *parenchymateuses* aux éléments qui remplissent les mailles du réticulum. Il en distingue trois variétés : 1° les *cellules migratrices*; 2° les *cellules fixes*; 3° les *phagocytes*.

1. *Verhandlungen der anatomischen Gesellschaft*, 1895, p. 30 et 32.
2. *Beitrag zur Kenntniss der Lymphdrüsen* (Archiv f. mik. Anat., Bd. 34, p. 210).
3. *Recherches sur la structure du tissu réticulé* (Archives de Biologie, de van Beneden et van Bambeke), t. XIII, 1895.
4. *Traité technique d'histologie*, 2ᵉ édition, p. 514, 1889,

Demoor (*loc. cit.*, p. 21) distingue : 1° les leucocytes jeunes pourvus d'un petit noyau chromatique et d'une zone protoplasmique à peine apparente (*globulins* ou *lymphocytes*); 2° les leucocytes à zone protoplasmique et à noyau plus volumineux. Cette seconde variété peut rester *sédentaire* ou rentrer dans le torrent circulatoire en devenant *leucocyte migrateur*. Le leucocyte migrateur est caractérisé par le noyau bi- ou trilobé, plus ou moins allongé, suivant qu'il est obligé de s'engager dans un passage étroit.

« A un moment donné, continue Demoor (p. 22), ces globules migrateurs sortent des vaisseaux au niveau des centres germinatifs (*Keimcentren*) et s'y fixent; les leucocytes jeunes, massés en rangs serrés à la périphérie du follicule, constituent en effet une barrière qu'il est difficile de franchir. »

Je me permets de demander à Demoor et à tous ceux qui traitent de l'origine des globules blancs s'ils ont constaté par l'observation et vu sortir les globules migrateurs hors des vaisseaux sanguins, ou s'ils en parlent par analogie avec certaines expériences faites dans des conditions différentes.

Enfin, d'après Lovell Gulland, cité par Demoor, il faut faire rentrer dans les globules sédentaires tous les globules blancs dont le protoplasma renferme des corps étrangers, quelle qu'en soit la nature. Parmi ces corps étrangers, il faut mentionner les débris nucléaires, cellulaires, granulations éosinophiles, corps tingibles, etc.

c. Espaces ou vides de la charpente. — Heidenhain (*loc. cit.*) appelle l'attention sur les vides servant à la circulation des sucs, et existant entre les cellules parenchymateuses d'une part, et les travées conjonctives de l'autre. Il les considère comme des espaces *péri-cellulaires* susceptibles de varier de dimensions selon l'état de la muqueuse digestive.

En un mot, si je saisis bien, il faudrait admettre d'après ces diverses citations, que la substance *inter-cellulaire* du tissu réticulé, se transforme d'une part en fibrilles conjonctives figurées (charpente), et de l'autre en espaces ou lacunes interorganiques, à la suite d'une sorte de fluidification.

Une autre conception est celle de Schiefferdecker [1], qui admet que dans les tissus réticulés il n'y a point de substance fondamentale figurée; celle-ci y serait remplacée par un liquide, la *lymphe*. Le réseau est formé de cellules anastomosées, d'où une sorte d'éponge; aux points nodaux des travées se trouvent des noyaux. Avec l'âge le protoplasma cellulaire diminue et disparaît, le noyau s'atrophie, et il ne reste qu'un réticule qu'on ne peut plus ramener à la constitution cellulaire.

Pour terminer cette revue, il me faut citer enfin l'hypothèse de Renaut: d'après le professeur de Lyon, *avant de devenir réticulée, la charpente est fibreuse*.

« Le tissu fibreux, envahi par les cellules lymphatiques qui sont venues s'établir à demeure dans ces espaces interfasciculaires, a été modelé,

1. *Gewebelehre*, 1891, p. 244.

transformé par elles, et a donné naissance à un type nouveau du tissu connectif modelé : le *tissu réticulé* [1].

Insistons sur ce fait capital : Renaut ne s'adresse pas aux embryons pour faire le développement du tissu réticulé : c'est par des considérations d'histologie normale et pathologique qu'il imagine les phases évolutives du tissu réticulé (Voir page 287).

C. — *Hypothèses sur l'origine et la constitution du tissu conjonctif (mésodermique) des membres.*

En affirmant qu'à l'origine la portion mésodermique des membres est constituée par des *cellules arrondies* formant un tout continu, comme je l'ai décrit p. 265, je suis en désaccord avec la plupart des auteurs, sauf Kölliker [2]. Cet observateur éminent soutient depuis longtemps que chez le lapin les ébauches des membres sont représentées par une masse de cellules arrondies, revêtue d'épiderme.

J'ajoute que j'ai vérifié ces faits chez le cobaye, où les ébauches des membres débutent sous la même forme et sont formées à l'origine par les mêmes éléments cellulaires que chez le lapin.

O. Hertwig [3] répète cette assertion, en ce qui concerne les vertébrés supérieurs, mais ce qu'il ajoute pour les vertébrés inférieurs, détruit la portée de cette constatation. En effet, cet auteur admet d'après les recherches de Dorhn faites sur les sélaciens, que les membres apparaissent sous la forme de palettes constituées par un *tissu muqueux embryonnaire*, revêtu par l'épiderme.

On le voit, pour ce point particulier, comme pour tout le mésoderme en général, il s'agit de savoir si les *cellules originelles* du tissu conjonctif sont des éléments *arrondis* ou *étoilés*.

De tout temps, les embryologistes ont cherché une origine spéciale aux tissus conjonctifs; on a cru pendant des années que c'étaient les cellules résiduelles de la segmentation qui serviraient à leur édification (*parablaste*).

Aujourd'hui on ne remonte plus si haut; on fait dériver les tissus conjonctifs du feuillet moyen, tout en invoquant, il est vrai, des processus spéciaux.

En effet, on a pu se convaincre que le feuillet moyen ou mésoderme primitif présente à l'origine des éléments qui affectent l'aspect et la disposition de ceux des feuillets externe et interne, c'est-à-dire de cellules juxtaposées à la façon des épithéliums. Comment des éléments semblables peuvent-ils produire un tissu lâche, sans arrangement épithélial? Au lieu de suivre stade par stade la façon dont peut se faire cette descendance, on a préféré éviter les difficultés et mettre tout le travail sur le compte de la faculté que possèdent certains éléments de

1. Renaut, *loc. cit.*, p. 302.
2. *Entwicklungsgeschichte*, p. 283.
3. *Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte*, 2e édit., p. 493 et 5e édit., p. 584.

pousser des prolongements amiboïdes : sur certains points du mésoderme primitif, on verrait, dit-on, quelques cellules se détacher de la masse épithéliale et aller, grâce à leurs mouvements propres, s'insinuer dans les interstices des organes, pour constituer le tissu conjonctif primitif ou *mésenchyme*.

C'est là l'opinion adoptée par O. Hertwig dans son excellent livre d'embryologie. Cet auteur fait provenir non seulement le sang, la lymphe, mais tous les éléments de la substance conjonctive, des cellules qui se séparent des feuillets épithéliaux, ou de leur dérivés.

Il décrit ces cellules comme étant dès l'origine anguleuses et étoilées, (*cellules mésenchymateuses*) ; elles émigreraient dans une substance amorphe préalablement élaborée par les cellules épithéliales. Cette substance amorphe constituerait le *germe amorphe*, de matière *muqueuse*. C'est dans l'intérieur de ce germe muqueux que pénétreraient, grâce à leurs mouvements actifs, les *cellules mésenchymateuses* provenant de diverses régions des feuillets primaires.

Une fois qu'elles ont élu domicile dans ce germe muqueux, elles poussent des prolongements qui se ramifient et s'anastomosent pour constituer le *tissu réticulé*.

Ailleurs, la substance muqueuse amorphe se condense en fibrilles et constitue les faisceaux de tissu conjonctif.

Enfin, la substance amorphe muqueuse ou conjonctive, se fluidifiant, donne naissance aux lacunes, espaces intercellulaires ou aux canaux lymphatiques et sanguins.

R. Hertwig [2] admet également que la substance amorphe, muqueuse est produite par une sorte d'exsudation et que c'est dans son intérieur que vont immigrer les cellules mésenchymateuses.

O. Herwig avance, d'après Wenkelbach, que les cellules mésenchymateuses, non seulement sont susceptibles de mouvements amiboïdes, mais se transportent vers des régions déterminées, comme si elles possédaient *volonté* et *conscience*.

Autrement dit, ces auteurs attribuent à ces éléments des vertus spéciales, qui les dirigeraient vers les régions où des organes particuliers doivent se former.

La conception du mésenchyme rappelle sous certains rapports celle du blastème imaginée, il y a quarante ans, par *Schwann* et *Robin*. On sait que ces auteurs ont attribué à la substance amorphe, organisée, toutes les propriétés génétiques des cellules elles-mêmes. Le germe ou la substance amorphe des *Hertwig* n'est en somme qu'un souvenir mal déguisé de la théorie surannée du blastème : exsudée par les cellules des feuillets primitifs, elle sert de refuge aux cellules mésenchymateuses qui y vont élire domicile ; ce qui est plus curieux, c'est qu'à leur contact la substance amorphe devient apte à se transformer ultérieurement soit en fibrilles conjonctives, soit en liquide lymphatique ou sanguin.

1. *Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte*, 1re, 2e, 3e, 4e et 5e éditions.
2. *Lehrbuch der Zoologie*, 1895, p. 128.

Retenons le fait constaté par Ad. Sedwigck [1], que chez les embryons du *péripate* et des sélaciens, le tissu soi-disant mésenchymateux, est formé par des cellules étoilées situées entre l'ectoderme et l'endoderme, sans qu'il existe des cellules séparées ou isolées de ce réticulum; aux points nodaux de ce réticulum se trouvent des noyaux.

Quant à l'origine de ces cellules étoilées, on admet *théoriquement*, sans qu'il y ait une seule observation précise à cet égard, qu'elles dérivent par migration des parois du cœlome embryonnaire, des pourtours de la crête neurale, de la ligne primitive, etc.

Quoi qu'il en soit à ce stade embryonnaire, je me borne à examiner le tissu *primitif* qui constitue les rudiments des membres. Il m'a été impossible d'y distinguer différentes variétés de cellules, dont les unes donneraient naissance au tissu conjonctif, les autres au système musculaire, d'autres encore au tissu squelettique. J'ai constaté sur les jeunes embryons de lapin et de cobaye que la plaque musculaire arrive tout près de la base de l'extrémité, mais je ne l'ai pas vue se prolonger, comme formation distincte, jusque dans l'intérieur des membres.

Si je juge d'après ce que j'ai vu sur les ébauches des membres, et si je compare à mes observations les descriptions et les dessins des auteurs, voici comment il convient d'interpréter les faits. Le mésoderme primitif donne naissance, par la division de ses cellules, à des éléments dont le protoplasma homogène ne se délimite pas de celui des éléments voisins. C'est là le stade du *tissu conjonctif primordial*. Peu à peu apparaissent les fibrilles à partir de la zone périnucléaire, en même temps que le protoplasma augmente : les éléments de ce deuxième stade décrits par les auteurs sous le nom de *cellules mésenchymateuses* plongées dans une *substance amorphe*.

En un mot, au lieu du tissu conjonctif primordial, qu'ils ont négligé d'étudier, les auteurs se sont trouvés en présence du tissu conjonctif au deuxième stade, c'est-à-dire en train d'élaborer le réseau fibrillaire.

Ce qui me confirme dans cette interprétation, c'est l'examen des figures que je trouve dans ces mêmes auteurs et qui sont en flagrante contradiction avec la théorie du mésenchyme telle qu'elle est exposée dans le texte.

La figure 35, p. 61, de l'ouvrage de O. Hertwig [2] représente les cellules originelles du feuillet moyen comme ayant une forme arrondie.

De même les fig. 67, p. 90 et 68 p. 91.

La figure 79, p. 100, empruntée à Heape, montre le mésoderme formé de cellules arrondies. Il en est de même des figure 81, d'après Heape, et figure 89, p. 127, d'après Balfour.

La figure 96, p. 137, sur un embryon plus âgé indique que les cellules arrondies sont devenues étoilées.

Dans sa dernière édition (1896), O. Hertwig continue sur les figures

1. *Notes on elasmobranch development* (Quart. Journal of microscop. Science, 1892, t. 33, p. 583) et (2) *On the Inadequacy*, *id.*, t. 37.
2. 2e édit., 1888.

108, A' et B, les figures 109, 110, les figures 111, 112, 113, 114, 115, à maintenir les mêmes contradictions entre les dessins faits d'après la nature des choses et la description du processus évolutif.

Non seulement les choses se passent ainsi chez les vertébrés supérieurs, mais il semble en être de même chez les vertébrés inférieurs. Qu'il me suffise de citer à l'appui de mon dire le travail suivant :

R. G. Harrison[1] se rattache à l'opinion courante quand il décrit chez les poissons osseux les ébauches des nageoires comme des saillies dont la partie centrale ou mésodermique serait constituée à l'origine par une substance muqueuse : des cellules mésenchymateuses y arriveraient par migration, émettraient des prolongements qui s'anastomoseraient et formeraient ainsi un réticulum. En se condensant par places, ces cellules mésenchymateuses produiraient les nageoires.

Les belles figures annexées au mémoire de Harrison me paraissent devoir recevoir une interprétation différente et parlent dans le même sens que ce que j'ai pu voir sur les mammifères.

A un moment donné, le tissu conjonctif de la somatopleure est constitué par du tissu réticulé : à l'endroit où vont se former les nageoires, les cellules se divisent et donnent ainsi naissance à du tissu *conjonctif primordial* (voir les figures 23, 24, 25, 26, puis les figures 14, 15, 16, 17, 18 et 19 du mémoire cité) qui se présente avec les mêmes caractères que ceux que j'ai vus chez le lapin et le cobaye et évolue de même.

Ce tissu primordial se multiplie par division cellulaire et conserve ces caractères du côté de l'épiderme, tandis que plus profondément vers la base et l'axe du membre où prennent naissance les nodules squelettiques, il évolue peu à peu en tissu réticulé semblable à celui de la somatopleure.

En un mot, le tissu conjonctif réticulé ne représente qu'une phase du tissu conjonctif primordial.

Tandis que ce dernier est plein, le second est creusé d'aréoles résultant de la fonte de certaines portions protoplasmiques.

Le prétendu *tissu embryonnaire* dans lequel les auteurs décrivent des cellules étoilées et anastomosées représente les deuxième et troisième stades d'évolution du tissu conjonctif primordial, de même que le tissu *muqueux* figure une phase plus avancée encore.

Les ébauches des membres sont constituées par un tissu mésodermique formé de cellules arrondies ou ovalaires, dont il est impossible, sauf au moment de la division cellulaire, de tracer les limites respectives, d'en faire en un mot des individualités morphologiques bien distinctes.

1. *Archiv f. mik. Anatomie*, vol. 46, 3e fascicule, p. 500 et suivantes.

Ce fait n'est pas isolé ou spécial aux vertébrés supérieurs ; on l'a signalé dans divers autres groupes de vertébrés, d'invertébrés et chez les végétaux.

Ce n'est pas le moment de récapituler les nombreux tissus observés par les zoologistes et les botanistes et montrant la fusion de plusieurs cellules, sans qu'il soit possible de marquer les limites de chacune des unités cellulaires (*plastides* ou *énergides* [1]). Les uns donnent à la masse commune le nom de *symplaste*, les autres celui de *syncytium*; d'autres encore celui de *plasmodie*.

Dès 1886 [2], j'ai appelé l'attention sur la structure spéciale que possèdent la couche profonde de certains épithéliums fœtaux et la couche analogue des formations glandulaires ; cette couche profonde est formée, en effet, d'une masse protoplasmique à nombreux noyaux, dans laquelle les corps cellulaires ont des contours peu distincts, peu délimités.

Le tissu conjonctif constitue dès l'origine un complexus analogue, un *symplaste*, dans lequel chacun des noyaux entouré de la portion correspondante de protoplasma ne devient pas une unité ou une individualité libre par rapport aux congénères voisins.

Il est impossible de voir dans la masse protoplasmique commune des limites entre les unités. Ces phénomènes s'observent, non seulement tant que le protoplasma reste homogène, mais encore plus tard lorsque les fibrilles et les vacuoles ont pris naissance dans la masse protoplasmique.

De nombreux noyaux se trouvent dans un protoplasma d'abord homogène ; plus tard des fibrilles et de l'hyaloplasma s'y élaborent ; les vacuoles se fusionnent et constituent de vastes espaces intra-protoplasmiques en même temps que la charpente fibrillaire édifie un système de soutènement commun à tout le symplaste.

Ces noyaux, avec la zone péri-nucléaire, continuent à persister dans l'ensemble. Les espaces intermédiaires sont occupés dans les premiers stades par un hyaloplasma homogène, qui se change en substance muqueuse ou se fluidifie totalement pour être remplacé par une série d'espaces intra-protoplasmiques où circule la lymphe nutritive.

C'est ainsi que prend naissance le système caverneux qui repré-

1. Voir Hanstein, *Einige Züge aus der Biologie des Protoplasma* (Botanische Abhandlungen aus dem Gebiet der Morphologie u. Physiologie, 4e vol., 2e fascicule, 1880). — Sachs, *Physiologische Notizen*, Flora 1892, vol. 75, p. 57.

2. *Comptes rendus de la Société de Biologie*, 1886, p. 610-613.

sente le tissu réticulé de l'adulte : les nœuds du réseau continuent à être occupés par les noyaux et la zone protoplasmique périnucléaire, tandisque les fibres, trabécules ou cloisons partent de tous côtés de cette zone et limitent les lacunes ou espaces résultant de la fonte de l'hyaloplasma.

Si la charpente et les résidus cellulaires s'atrophient eux-mêmes, il en résulte de grands espaces ou vides, connus sous le nom de *bourses muqueuses* ou *cavités péritendineuses*.

D. — *Valeur morphologique des bourses muqueuses et des cavités péritendineuses.*

On voit par ce qui précède combien on a varié d'opinion quand il s'est agi de déterminer la place que ces organes occupent dans le tissu conjonctif.

Pour Bichat et ses successeurs, les séreuses ne sont qu'une forme du tissu conjonctif.

Mascagni avait cru que les tissus blancs sont constitués par des vaisseaux lymphatiques.

Breschet, Cruveilhier, etc., admettaient que le tissu cellulaire et les membranes séreuses sont formés par des vaisseaux lymphatiques.

Plus tard Recklinghausen [1] découvrit des ouvertures ou stomates permettant aux sérosités contenues dans l'intérieur des membranes de passer dans l'origine des vaisseaux lymphatiques.

Ranvier regarde les interstices qu'on trouve entre les fibres conjonctives, comme des cavités communiquant entre elles et tapissées de cellules plates.

D'autre part, Ranvier [2] décrit des fentes et des puits lymphatiques communiquant d'un côté avec la cavité péritonéale et de l'autre avec des vaisseaux lymphatiques sous-pleuraux.

En un mot, selon Ranvier, les interstices du tissu conjonctif font partie des séreuses, tout aussi bien que les bourses muqueuses et les grandes cavités séreuses.

Enfin Ranvier ayant émis l'hypothèse que les vaisseaux lymphatiques prennent naissance dans les interstices compris entre les faisceaux du tissu conjonctif, la plupart des auteurs classiques décrivent les bourses séreuses et les synoviales tendineuses comme des *fentes lymphatiques*. Aussi admet-on classiquement que les bourses muqueuses et les synoviales tendineuses sont des sortes de fissures ou mailles agrandies du tissu conjonctif [3]. Quand les bourses ou gaines synoviales sont cloisonnées, elles figurent l'état rudimentaire, celui qui se rapproche le plus

1. *Zur Fettresorption* (Archiv. f. pathol. Anat. u. Physiol., t. XXVI, p. 172, 1862).
2. *Traité technique d'histol.*, 1re édit., p. 392.
3. Voir Lancereaux (*loc. cit.*, p. 178).

du tissu conjonctif proprement dit ; quand elles sont simples ou uni-cavitaires, elles représentent l'état le plus parfait.

L'opinion qui règne sur ce sujet en Allemagne est identique. Qu'il me suffise de citer les conclusions du travail de J. Disse [1], qui considère les bourses muqueuses et les cavités synoviales tendineuses comme des fissures du tissu conjonctif; elles peuvent se produire non seulement là où des organes mous glissent sur des surfaces dures, mais encore au contact de deux membranes molles et mobiles l'une sur l'autre.

Ces fissures ou cavités muqueuses ne persistent pas, mais peuvent prendre naissance sous l'influence des actions mécaniques. Quand leurs parois restent réunies par des cloisons, elles acquièrent moins de mobilité.

Si, au lieu de ne tenir compte que des faits d'anatomie ou de structure, on suit tous les stades du développement et si l'on compare les résultats fournis aussi bien par l'histologie que par l'évolution, il est aisé d'assigner aux bourses muqueuses et aux cavités péri-tendineuses la place que ces organes doivent occuper dans le système conjonctif.

Nous avons vu, en effet, (p. 273) que la cavité des bourses muqueuses et celle des espaces péri-tendineux résulte de la disparition de tout un territoire conjonctif et que la surface lisse de la paroi est due à la fonte de la portion libre du protoplasma des cellules de revêtement. Peu importe qu'on puisse isoler sur le tendon ou les bourses muqueuses une lamelle mince de tissu conjonctif ou que les cellules de revêtement adhèrent intimement à la lame fibreuse, la membrane appelée *synoviale* ne représente qu'une couche de tissu conjonctif, dont la face libre est devenue lisse et polie grâce à la fonte d'une portion des cellules superficielles.

Il est donc inexact de décrire avec les anatomistes à la surface du tendon d'une part, à la face interne de la lame fibreuse de l'autre, une membrane distincte, *séreuse* ou *synoviale*, dont l'un des feuillets revêtirait le tendon et l'autre recouvrirait la lame fibreuse. Ce n'est que par une idée fausse des choses qu'on peut concevoir pareille disposition.

Il est sans doute fort commode de suivre ainsi la cavité ou *séreuse* avec le doigt ou la pensée et de montrer ces membranes se réfléchissant au niveau du mésotendon et se repliant suivant un plan à peu près uniforme autour des organes qu'elles tapissent.

1. *Beiträge zur Kenntniss der Spalträume des Menschen* (Arch. f. Anat. u. Physiol., Supplement-Band, 1889, p. 236).

Depuis cent ans, la vieille idée de Bichat revient sans cesse dans l'enseignement classique, toujours reconnaissable malgré les noms et les formes variables dont on l'affuble pour lui donner les apparences d'une jeunesse nouvelle.

Il est toutefois bien entendu, j'ai à peine besoin de le dire, que ce n'est là qu'un artifice didactique en contradiction avec l'histogénèse.

Nous avons vu d'autre part (p. 269) que les aréoles ou *espaces* qu'on trouve dans le tissu conjonctif ne correspondent point à des fentes inter-cellulaires : ce sont des cavités intra-protoplasmiques résultant de la transformation de l'hyaloplasma et de la fonte de la substance muqueuse.

Enfin, les cavités péri-tendineuses ou les bourses muqueuses proviennent non seulement de la substance muqueuse d'un territoire entier, mais encore de l'atrophie de la charpente fibrillaire et du noyau de l'ensemble des cellules.

Cette fluidification s'étend jusque sur la portion correspondante du protoplasma des cellules qui tapissent la paroi des séreuses ou bourses muqueuses.

En un mot, l'assise interne de la paroi des séreuses ou bourses muqueuses est constituée par des cellules dont la surface libre est devenue lisse par la fonte d'une portion du protoplasma (hyaloplasma et prolongements fibrillaires).

Le reste de la paroi est composé de tissu conjonctif plus ou moins lâche ou fibreux, semblable à celui qui constitue les gaines lamelleuses.

Les cavités péri-tendineuses et les bourses muqueuses sont des espaces qui résultent de l'évolution spéciale et de la disparition de tout un territoire conjonctif.

Résumé et conclusions générales.

A leur début, les membres sont formés par une masse mésodermique, pleine d'un protoplasma homogène dans lequel se trouvent de nombreux noyaux. Chaque noyau avec sa portion correspondante de protoplasma constitue une individualité physiologique qu'il est impossible de limiter au point de vue morphologique. C'est là le *tissu conjonctif primordial.*

Ce protoplasma élabore une masse fibrillaire qui part de la zone

péri-nucléaire, et s'étend en se ramifiant dans tout le corps cellulaire.

Dans les mailles de la charpente fibrillaire se différencie l'hyaloplasma. Tel est le tissu *réticulé à mailles pleines* d'hyaloplasma.

Plus tard l'hyaloplasma devient muqueux et se fluidifie; les fibrilles latérales de la charpente disparaissent elles-mêmes, de sorte qu'il apparaît des vacuoles dans le protoplasma.

A ces divers stades, le tissu conjonctif représente un *symplaste* : chacun des noyaux préside d'abord à la division et à la croissance de la portion correspondante du protoplasma; puis il continue à régir la formation de la masse fibrillaire, la production de l'hyaloplasma et la fluidification de la substance muqueuse.

Par la fonte de l'hyaloplasma, le tissu réticulé à mailles pleines non-seulement se creuse d'espaces intra-protoplasmiques, mais des portions de cellules (noyau et zone périnucléaire) deviennent libres et donnent naissance à des éléments connus sous le nom de *lymphocytes* ou *globules blancs*.

A l'endroit des futures bourses muqueuses et des cavités péri-tendineuses, la charpente, la zone péri-nucléaire et le noyau subissent eux-mêmes une atrophie totale; d'où résulte la formation d'un vaste espace correspondant à la disparition de tous les éléments d'un territoire conjonctif.

Enfin, la fonte atteint la portion libre des cellules qui revêtent la paroi de ces cavités. Le restant de la cellule (noyau, zone péri-nucléaire et face profonde ou adhérente) conserve ses connexions primitives et persiste à l'état de cellule *endothéliale*.

Explication de la planche V.

Fig. I. — *Tissu conjonctif primordial* du membre abdominal (embryon de lapin de 16 jours) : *r*, noyau au repos; *d*, cellule en division; *p*, protoplasma homogène et fusionné.

Fig II. — *Tissu conjonctif d'un tendon embryonnaire* d'un embryon de lapin de 18 jours (membre abdominal) : *r*, noyau au repos; *d*, cellule en division; *p*, protoplasma vaguement fibrillaire.

Fig. III. — *Apparition du réseau fibrillaire* : *n*, noyau entouré d'une zone fibrillaire périnucléaire; *p*, protoplasma fusionné.

Fig. IV. — *Tissu réticulé à mailles pleines* : *n*, noyau entouré de la zone fibrillaire périnucléaire, dont les ramifications (*f*) cloisonnent le proto-

plasma; *h*, hyaloplasma (bourse achilléo-calcanéenne d'un embryon de lapin de 18 jours.)

Fig. V. — *Tissu réticulé à mailles pleines de substance muqueuse* (même organe d'un embryon de lapin de 20 jours) : *r*, *r*, *r*, portions de cellules représentées par le noyau et par la masse fibrillaire périnucléaire avec quelques prolongements; *m*, masse muqueuse.

Fig. VI. — *Tissu réticulé à mailles en partie vides* (même organe d'un embryon de lapin de 21 jours) : *p*, tissu réticulé à mailles pleines de substance muqueuse; *r*, portions de cellules à zone périnucléaire fibrillaire; *gl*, globules blancs; *al*, alvéoles ou vides résultant de la fonte protoplasmique; *cl*, cloisons fibrillaires.

Fig. VII. — *Section de la gaine fibreuse des péroniers* (embryon de lapin, 3 cm. 8); *gf*, gaine fibreuse formée de traînées de cellules dont la portion péri-nucléaire (*p*) est homogène et disposée en assises parallèles et dont le protoplasma périphérique (*ce*) est constitué par un réseau fibrillaire et de l'hyaloplasma; *t*, *t*, traînées de tissu muqueux qui, à ce stade, remplissent une portion de la cavité muqueuse; *v*, *v*, vides produits par la fluidification de la substance muqueuse.

RECHERCHES

SUR

LES CAPSULES SURRÉNALES

Par A. PETTIT

Docteur ès-sciences naturelles.

PLANCHES VI ET VII.

INTRODUCTION.

Au cours des dernières années, nos connaissances sur la physiologie des capsules surrénales ont fait des progrès considérables; les études embryologiques ont été également l'objet de nombreux mémoires; par contre l'histologie a été quelque peu délaissée. Malgré d'importants résultats, la structure intime des capsules demeure encore incompréhensible au point de vue physiologique; les connaissances anatomiques ne sont pas adéquates aux connaissances physiologiques.

Pour ma part, je me suis proposé, encouragé dans cette tentative par l'exemple de Cuvier, qui croyait « qu'il était probablement réservé à l'anatomie comparée d'expliquer le véritable usage des capsules surrénales », de démontrer anatomiquement la nature glandulaire de ces organes, de retrouver les preuves histologiques des processus découverts par les physiologistes, en un mot de relier les phénomènes physiologiques actuellement connus à leur substratum morphologique.

Dans ce but, je me suis tout d'abord adressé aux mammifères (homme, animaux de laboratoire, etc.), mais je n'ai pu au début trouver chez ces êtres aucune disposition de nature à nous éclairer sur le rôle des glandes surrénales; j'ai alors patiemment descendu la série des Vertébrés et j'ai enfin rencontré chez les Téléostéens des conditions particulièrement favorables qui m'ont permis de déterminer histologiquement la véritable nature des capsules surrénales.

Au cours de ces recherches, je me suis heurté à d'assez grandes difficultés pour retrouver dans les différents groupes zoologiques les organes qu'au début je me proposais uniquement d'étudier au point de vue de l'histologie physiologique ; c'est pour cette raison que j'ai cru devoir commencer cette première contribution à l'histoire des capsules surrénales par un exposé de l'anatomie descriptive de ces glandes dans la série des Vertébrés.

Commencé en 1891, au laboratoire de mon regretté maître le professeur Georges Pouchet, ce travail, par suite de circonstances particulières, n'a pu être activement poursuivi qu'au cours de ces deux dernières années. Au Muséum, où ces recherches ont été en grande partie effectuées, j'ai reçu de plusieurs professeurs, parmi lesquels je me fais un devoir de citer MM. A. Milne-Edwards et Filhol, de nombreuses marques de bienveillance qui m'ont été d'un puissant appui; en outre, mon éminent maître, M. Filhol, m'a permis de puiser largement dans ses riches collections.

Au bienveillant accueil que m'a fait dans son laboratoire mon excellent maître, M. le professeur A. Le Dentu, j'ai dû la possibilité de mener à fin mes études d'histologie.

Je ne puis oublier les précieux encouragements de M. le professeur Mathias Duval ; quant à M. le professeur agrégé Ed. Retterer, j'ai trouvé en lui un Maître qui n'a cessé de me diriger dans mes travaux.

Dans ces derniers temps, M. le professeur A. Dastre m'a accueilli dans son laboratoire avec la plus grande libéralité.

Enfin je reste l'obligé de MM. les professeurs Balbiani, J. Chatin et Henneguy pour les utiles conseils qu'ils m'ont donnés en maintes circonstances.

Après une courte introduction historique, je traiterai successivement de l'anatomie comparée et de l'histologie physiologique des capsules surrénales chez les Vertébrés.

HISTORIQUE [1].

Méconnues des anciens [2], les capsules surrénales n'ont été

1. Pour les noms d'auteurs voyez l'index bibliographique; les différents mémoires d'un même auteur sont désignés par un chiffre placé entre parenthèses.

2. Je ne puis entrer ici dans la discussion approfondie de l'historique; je m'occuperai uniquement des mémoires qui, outre leur intérêt rétrospectif, présentent une véritable valeur au point de vue anatomique et physiologique; ces questions ont d'ailleurs été traitées dans la plupart des dictionnaires; voy. en particulier Blanchard.

découvertes qu'au XVI[e] siècle par Eustache. Après avoir décrit les reins, l'illustre anatomiste de la Renaissance attire en ces termes l'attention sur certaines glandes jusque-là inconnues : « Consentaneum esse duxi de quibusdam Renum glandulis ab aliis Anatomicis negligenter prætermissis hoc loco scribere. Nam utrique Reni, in eminentiori ipsorum regione (quæ venam spectat) glandula adhæret.... Ejus substantia quemadmodum et figura Renibus fere respondet : licet sæpe depressa quoque ad lata occurat, ut potius placentæ quam Renis formam referre videatur.... Eveni tamen frequentius ut dextra, sicut etiam Reni, sinistram superet [1]. »

Cette citation ne permet pas de doute; c'est sans conteste des capsules surrénales [2] qu'il s'agit. Mais Eustache déclare ignorer leurs fonctions et il laisse à d'autres le soin de les déterminer : « Iis relinquo qui anatomen exercent inquirendum [3]. »

Malgré les innombrables travaux consacrés à l'étude des capsules, cette phrase semble dater d'hier. Les opinions les plus diverses et les plus hypothétiques ont été émises, et sans exagération on peut dire que presque toutes les fonctions ont été attribuées à ces organes. L'imagination des auteurs s'ingénie à inventer des voies d'excrétion, des cavités, etc.; les communications les plus variées sont décrites par les savants; le titre seul de cet opuscule de Ranby : *An Enquiry into a discovery, said to have been made by Signor Vasalva of Bologna, of an Excretory Duct from the glandula renalis to the Epididymis*, suffit pour donner une idée de la confusion des idées qui ont eu cours au sujet des capsules surrénales jusqu'au commencement de notre siècle.

Au milieu de ce chaos, un nom mérite d'être cité, celui de F.-X. Bichat, qui, fidèle à la méthode anatomique, n'hésite pas à s'élever énergiquement contre ces fauteurs de raisonnement qui n'ont pas craint, « trop impatients du doute qui règne sur les fonctions des capsules surrénales, d'avoir imaginé des faits pour appuyer leur opinion hypothétique à cet égard ».

Assurément c'est à l'insuffisance des connaissances anatomiques qu'il faut imputer l'incertitude des théories physiologiques. Pendant plusieurs siècles, on reste persuadé que le centre des capsules

1. P. 15, chap. VI.
2. Je ne m'attarderai pas à l'énoncé de tous les noms qui leur ont été imposés; j'emploierai pour ma part les deux termes usités actuellement de capsules et de glandes surrénales.
3. *Loc. cit.*

est occupé par une cavité [1]; les auteurs les plus autorisés partagent même cette opinion erronée.

Perrault, pour ne citer que les plus illustres, décrit cette cavité chez nombre d'animaux; Duvernoy insiste dans sa description de l'écureuil volant sur la *cavitas perampla* des capsules surrénales; Cuvier enfin, imbu des idées des anatomistes des siècles précédents, s'efforce de retrouver ces cavités chez l'éléphant.

Jusqu'au début de ce siècle, les auteurs se bornent à indiquer la présence de ces glandes chez les animaux qu'ils dissèquent. Bartholin les signale chez les Cétacés; Swammerdamm chez la grenouille; Seger chez le hérisson, le phoque et le dauphin; Perrault chez l'éléphant, le veau marin, le hérisson, les sapajous, les Oiseaux et les Chéloniens; Schellhammer chez le phoque; Scheuchzer chez la marmotte; Kulmus chez le phoque; Mohring chez la loutre de mer; Steller chez le même animal et chez le phoque; Duvernoy chez le hérisson, l'écureuil volant; Suë chez les loutres; Daubenton chez la civette, le cobaye, le hérisson, le castor, le mandrill, etc.; Hunter chez les Cétacés; Camper chez l'éléphant. Au milieu de toutes ces indications éparses dans les monographies, c'est à peine si nous trouvons quelques travaux d'ensemble sur la question. Citons en particulier la dissertation *De glandulis suprarenalibus* soutenue en 1785 par Schmidt. Cet auteur émet des conclusions intéressantes pour l'époque : il parle d'une sécrétion des capsules qui se répandrait par les voies sanguines dans l'économie, pour aller ensuite porter l'activité au cœur. C'est d'ailleurs là une des rares opinions [2] qui mérite d'être retenue parmi une foule d'autres plus ou moins bizarres.

I. — Anatomie.

En 1806, Meckel publie un mémoire capital; ce travail est le début d'une ère particulièrement féconde. Grâce à l'amitié de Cuvier, ce savant trouve au Jardin du Roi un matériel d'études

1. L'erreur provient, comme on le sait, de ce que la substance médullaire, extrêmement altérable, ne tarde pas à se putréfier et à se transformer en une bouillie noirâtre (atrabile) occupant le centre de l'organe. Parfois aussi les vaisseaux (veines médullaires) ont pu être pris pour des cavités. D'autre part, Sappey, Mattei et autres ont indiqué un mode de dégénérescence bizarre qui expliquerait dans certains cas la croyance des anciens auteurs à l'existence d'une cavité surrénale. Voy. Pilliet (3).

2. Je ne m'attarderai pas à examiner les théories sur l'atrabile, le lithonthriptique, etc., qui n'ont qu'un intérêt rétrospectif.

extraordinairement riche qui lui permet d'étudier les capsules surrénales chez un nombre considérable de Mammifères, chez plusieurs Oiseaux et chez un petit nombre de Batraciens; malheureusement il se borne à indiquer la forme, la couleur, le poids de ces organes et néglige leurs rapports avec les vaisseaux et les nerfs. En revanche, il s'applique à montrer que les capsules surrénales n'ont pas de cavité et assimile à des capsules surrénales accessoires les corps extérieurs aux capsules, antérieurement décrits par Duvernoy. Toutefois il convient de remarquer que ce mémoire est peu lu et nombre d'auteurs subséquents reviennent sur certains points définitivement établis par Meckel. Tel est le cas de Nägel, qui croit devoir réfuter l'opinion d'après laquelle le centre des capsules serait occupé par une cavité : « Allein diesen berüht auf einem Irrthume und is est, wie ich mich deutlich uberzeugt habe, nur die mit einem verhältnissmassig grossen Lumen versehene Vena suprarenalis, welche man für jene Höhle hielt[1]. »

En outre son mémoire est rempli de faits nouveaux; il indique les rapports que les capsules affectent chez les Oiseaux et les Reptiles avec les glandes génitales et émet le premier la présomption que « Alle Saügthiere scheinen Nebennieren zu besitzen[2] ». Ensuite il décrit et figure la vascularisation d'après des pièces injectées et attire l'attention sur les nombreux filets nerveux qui pénètrent dans la capsule.

Deux ans après, Bergmann publie un intéressant travail d'ensemble sur la question, mais comme faits nouveaux il n'y a guère à relever que ses recherches relatives à l'innervation des capsules surrénales; il a vérifié les descriptions faites par son prédécesseur et les étend à un grand nombre de Mammifères : « Hoc autem modo glandula suprarenalis tantam nervorum multitudinem continet quacum nullum aliud organum comparari possit[3]. » En outre il décrit en quelques pages ces organes dans les diverses classes de Vertébrés et insiste sur la variation infinie de forme qu'ils présentent dans la série animale : « Forma glandularum suprarenalium in animalibus, ita est variata, ut certa atque immutabili lege constructa esse non videatur[4]. »

1. P. 265.
2. P. 373.
3. P. 15.
4. P. 17.

En 1839, Stannius publie le premier mémoire relatif aux capsules surrénales des Téléostéens; il décrit ces organes chez une quinzaine d'espèces, mais au point de vue de l'homologation des corps qu'il décrit il se borne à dire : « Ich mochte sie ihrem Bau nach, am erstem fur Nebennieren halten. » Il faut attendre la publication de A. Ecker pour que cette assimilation soit prouvée histologiquement. Dans une série importante de mémoires échelonnés de 1846 à 1857, cet anatomiste fait faire à la question des progrès considérables au double point de vue de l'anatomie et de l'histologie; il confirme les descriptions données par Nägel relativement à la vascularisation; il décrit les capsules dans les quatre classes de Vertébrés et précise nombre de faits imparfaitement connus; en outre, le travail publié en 1846 a le mérite de représenter un tableau très exact de la question à cette époque; en tout cas, c'est la dernière publication importante consacrée à l'anatomie comparée des glandes surrénales dans la série des Vertébrés.

Ensuite, nous ne trouvons guère à signaler que des travaux plus spécialement consacrés à l'histologie (Braun, Balfour, Chevrel, etc.) ou des descriptions renfermées dans les monographies (Ecker, Krause, Mivart, Ellenberger, etc.). Parmi les résumés des grands traités classiques, nous devons citer Cuvier, H. Milne-Edwards et Wiedersheim, qui à des époques éloignées ont très lumineusement exposé la question.

II. — Histologie.

Les premiers renseignements relatifs à la structure intime des capsules surrénales (Pappenheim, Bardeleben, Oesterlen, Gulliver, Simon, etc.) sont trop peu importants pour nous arrêter.

Seul, Henle avait fait une observation intéressante : il avait constaté l'existence dans la substance corticale d'utricules de grandeur variable; celles-ci étaient complètement remplies d'une masse granuleuse qui ne paraissait pas individualisée en cellules nucléées, mais qui au contraire semblait former une masse continue parsemée de noyaux.

Le mémoire d'Ecker (1) sur la structure des capsules surrénales de l'homme et dans les quatre classes de Vertébrés (1846) doit être considéré comme le premier travail histologique vraiment digne de ce nom; à ce point de vue, son importance égale celle de la publication que Meckel, au début de ce siècle, consacrait à l'ana-

tomie comparée de ces organes; ces deux ouvrages représentent en effet la base de tous les travaux ultérieurs relatifs à l'histoire des capsules surrénales. On doit en effet à Ecker une multitude de faits dont un grand nombre sont demeurés acquis à la science. Parmi les points les plus importants mis en lumière par cet auteur, signalons les suivants :

1° La structure intime des capsules surrénales est sensiblement la même dans les quatre classes [1] de Vertébrés; 2° tous ces organes se composent d'utricules glandulaires [2] closes, limitées par une membrane anhiste et renfermant une masse granuleuse parsemée de noyaux; 3° les cylindres sont entourés par un réseau vasculaire. Ce sont là des faits desquels ressortait une notion de première importance : la capsule surrénale devait être considérée comme une glande. Les conclusions de Ecker furent d'ailleurs adoptées et reproduites par Frey dans l'article *Suprarenal Body* de l'Encyclopédie de Todd.

Par ses nombreuses publications Leydig fait faire un progrès considérable à la question en étudiant au double point de vue anatomique et histologique ces corps d'abord chez les raies et les squales (1852) et ensuite chez les Poissons et les Reptiles (1853). Plus tard, il résuma ses études dans son *Traité d'histologie comparée* et formula nettement ses idées sur la nature nerveuse de la capsule surrénale : « Ces organes, dit-il, qu'on a considérés comme des glandes vasculaires sanguines, doivent être placés dans le système nerveux, si on a égard aux recherches nouvelles [3]. » Cette théorie semble d'ailleurs jouir de la faveur des auteurs subséquents; la notion de glande introduite par Ecker est au contraire méconnue.

Dans la première édition de ses *Éléments d'histologie humaine*, A. von Kolliker donne une description approfondie des cylindres corticaux [4] et indique le premier la structure des cellules qui remplissent ceux-ci; enfin il indique l'existence dans le parenchyme surrénal de « cellules de 0 mm. 018 à 0 mm. 035 de diamètre, qui rappellent jusqu'à un certain point les cellules nerveuses des organes centraux..., sans qu'on puisse néanmoins les identifier

1. Mammifères, Oiseaux, Reptiles (et Batraciens), Poissons.
2. Drüsenschlaüche.
3. Leydig (3), p. 213.
4. Ce mot a été introduit dans la science par l'illustre histologiste en 1856; il correspond aux Drusenschlaüche de Ecker.

avec elles [1] ». L'année suivante, Virchow attire de nouveau l'attention sur les cellules ganglionnaires renfermées dans la substance médullaire de la capsule de l'homme.

Harley (2) complète les descriptions de Kolliker en faisant connaître les travées columnaires formées par les cellules de la substance médullaire; il décrit la capsule conjonctive (formée de fibres conjonctives et de fibres élastiques) qui limite l'organe; d'accord avec Kolliker il nie l'existence des utricules glandulaires décrites par Ecker et n'hésite pas à assimiler à de véritables cellules nerveuses les éléments observés par Kolliker : « Diese hellen Zellen musste ich fur nichts Anders zu halten als fur Ganglienzellen [2]. »

Dans un autre mémoire, publié la même année, Mœrs combat l'opinion d'Ecker relativement aux Drusenschlaüche; il indique ensuite la présence dans l'enveloppe conjonctive d'éléments élastiques et d'éléments musculaires [3]; de plus il donne des représentations très exactes des nerfs, des cellules ganglionnaires et des cellules surrénales proprement dites.

L'année suivante (1865), Henle consacre une courte note à la capsule surrénale dans laquelle il ne fait en somme que reproduire les idées émises à ce sujet dans son *Anatomie générale* à propos des utricules glandulaires; toutefois il montre, contradictoirement à Mœrs, qu'au moyen de la potasse on peut facilement distinguer les cellules corticales des cellules médullaires.

Le mémoire d'Arnold est particulièrement fécond en résultats; cet auteur, en se basant sur le trajet des vaisseaux ainsi que sur la disposition du réseau conjonctif, distingue dans la substance corticale les trois couches encore admises actuellement : α, zona glomerulosa [4]; β, zona fasciculata; γ, zona reticularis. Dans la première le tissu conjonctif forme des cavités arrondies traversées par un fin réticulum dont les mailles sont occupées par des cellules nucléées sans membrane; dans la seconde, l'aspect columnaire est dû à la disposition radiale du tissu conjonctif; dans la dernière enfin le réseau conjonctif, plus lâche, renferme des cellules dans ses mailles. La substance médullaire se compose également de cellules parenchymateuses et de tissu conjonctif (d'ailleurs répandu dans tout l'organe).

1. P. 550.
2. P. 309.
3. Il s'agit vraisemblablement ici de cellules musculaires : « Contractile und elastiche Fasern. » P. 357.
4. Rindencylinder de Kolliker; Drusenschlaüche d'Ecker.

Pour ce qui est des éléments nerveux, Arnold se borne à dire : « Findet man die Nervenzellen nicht berüchsichtigt. » Par contre, ces cellules sont l'objet de la part de Holm d'un mémoire spécial [1], dans lequel celui-ci démontre définitivement la richesse des capsules surrénales en véritables cellules ganglionnaires; chez les lapins en particulier il a trouvé des cellules nerveuses (wahre Nervenzellen) à la fois dans la substance médullaire et dans la substance corticale; dans cette dernière cependant, elles sont beaucoup moins abondantes.

Grandry ne retrouve pas ces éléments en aussi grand nombre chez le bœuf, le mouton, le chien, le chat et l'homme : « Quoique (la substance médullaire) contienne des éléments nerveux en quelques points déterminés, elle ne peut être considérée comme appartenant au système nerveux; les éléments nerveux n'en constituent qu'une faible partie et ils manquent presque complètement chez certains animaux. » Ces insuccès partiels doivent s'expliquer, comme nous le verrons plus loin, par l'imperfection des procédés techniques de l'auteur. Après avoir vérifié l'exactitude de la plupart des faits connus à cette époque (1867), Grandry figure très exactement la vascularisation, signale la présence de cellules pigmentaires étoilées et indique l'existence dans les parois veineuses d'éléments musculaires.

Seul parmi un grand nombre d'auteurs, Eberth (1871) croit devoir défendre les idées de Ecker sur les utricules glandulaires que Kolliker avait un des premiers combattues; ensuite, d'accord sur ce point avec Holm, il insiste sur la richesse des capsules en éléments nerveux. Ceux-ci sont de nouveau décrits par A. von Brunn en 1872 ; à la même époque Mayer (S.) les découvre chez les Batraciens.

En 1873, Brunn démontre définitivement l'existence dans la capsule des éléments contractiles indiqués par Grandry; d'après ce premier auteur, il existe dans la substance médullaire des capsules surrénales de l'homme des fibres musculaires lisses qui sont en assez grand nombre disposées sur le parcours des veines les plus volumineuses. On constate ces faisceaux musculaires (plats ou arrondis) chez le cheval, le lapin, le bœuf, le chien, le chat, le rat, et quelques oiseaux; ils décrivent autour de toutes les veines (de 0,2 millimètre) soit un anneau demi-circulaire, soit seulement un

1. Les figures sont particulièrement démonstratives.

arc de cercle moins étendu; toutefois on ne peut déceler la présence de ces éléments chez tous les animaux.

Par ses études sur les Elasmobranches, Balfour jette une vive lumière sur la signification morphologique des deux substances corticale et médullaire; pour l'embryologiste anglais, il existe une concordance si absolue sous le rapport de la constitution intime [1] et du développement entre ce qu'il appelle corps interrénal chez les Sélaciens et la partie mésoblastique (corticale) des capsules surrénales des Reptiles, qu'on doit vraisemblablement considérer ces deux formations comme homologues; d'autre part, les corps pairs des Elasmobranches correspondent évidemment à la partie des capsules des Reptiles qui a une origine semblable. Par conséquent on observe chez les Poissons en question : 1° une série de corps pairs [2] dérivés des ganglions sympathiques; et 2° un corps impair d'origine mésoblastique. Chez les Amniotes ces corps s'unissent pour former les capsules surrénales composées, dont toutefois les deux sortes d'éléments constituants restent distincts pendant leur développement. La partie mésoblastique de ces éléments semble former la couche corticale des capsules surrénales adultes; la partie nerveuse, la substance médullaire. Comme nous le verrons, ces vues, sans être absolument inattaquables [3], trouvent néanmoins de nombreux arguments en leur faveur dans les faits embryologiques établis dans ces dernières années par Weldon, Mitsukuri, Mihalcovics, Inaba, etc.; en tout cas elles ont pour elles la haute autorité de Wiedersheim. En outre, Braun, dans un important mémoire (1882) consacré aux glandes surrénales des Reptiles, arrive à des conclusions très comparables; chez ces animaux, les capsules sont constituées par deux sortes d'éléments : 1° par des amas de cellules brunes [4] qui se colorent fortement par l'acide chromique; 2° par des cordons irréguliers, pourvus d'une lumière et remplis de globules ayant un aspect graisseux.

En 1883 [5], Gottschau publie ses intéressantes études histologiques, embryologiques et physiologiques sur les capsules des Mammifères. Ses observations portent sur un nombre considérable

1. Voir *Capsules surrénales des Sélaciens*.
2. Corps suprarénaux de Balfour.
3. Voir en particulier Chevrel (1); cf. *Capsules surrénales des Sélaciens*.
4. Pour ces cellules, Braun croit qu'il faut admettre « einen Uebergang von sympathischen Ganglienzellen zu braunen Zellen », p. 17.
5. Un premier mémoire préliminaire avait paru en 1882.

d'animaux (homme, chauve-souris, phoque, chat, renard, chien, putois, belette, loutre, hérisson, rat, écureuil, souris, chèvre, mouton, bœuf, cochon). Comme Arnold, il divise la substance corticale en trois couches distinctes, mais il ne prend plus comme base de classification l'agencement du tissu conjonctif; il se fonde sur les propriétés des cellules parenchymateuses, c'est-à-dire sur leurs formes, leur grosseur, leurs caractères microchimiques, etc.

Ses plus importants résultats peuvent se résumer de la façon suivante : 1° la substance médullaire renferme des cellules nerveuses ganglionnaires, dont la présence n'est pas constante chez tous les mammifères; 2° il existe des éléments qui ressemblent à ces dernières cellules, sans cependant pour cela être de la même nature; 3° il n'est pas prouvé que la substance médullaire tout entière doive être considérée comme formée par des éléments nerveux plus ou moins profondément modifiés; peut-être même la substance médullaire se développe-t-elle aux dépens de la substance corticale, de sorte qu'il n'y aurait aucune différence essentielle dans leur genèse; 4° la constitution de la capsule est sensiblement la même chez tous les Mammifères qu'il a étudiés, abstraction faite des éléments nerveux, qui sont si inconstants qu'on ne peut les considérer comme caractéristiques de la capsule surrénale. De ses études anatomiques Gottschau s'est cru autorisé à tirer la conclusion suivante : « Die Nebenniere ist eine secernirende Drüse welche chemische und morphologische Bestandtheile indem venose Blut zufuhrt. »

Trois ans plus tard, la question est reprise par Dotoïevsky, dont l'attention est surtout attirée par l'étude des éléments nerveux [1].

Des préoccupations d'ordre physiologique dirigent H. Stilling (1) dans ses recherches histologiques sur la capsule surrénale; cet auteur signale la présence d'éléments musculaires dans les septa conjonctifs qui renferment les nerfs et les vaisseaux; ensuite il montre que les cellules corticales renferment du pigment; cette substance est localisée chez l'homme dans la zone réticulaire; chez le bœuf, dans la zone glomérulaire. Ce pigment est important à connaître, car il est susceptible de jouer un rôle dans la production du syndrome clinique de la maladie d'Addison. Enfin, Stilling donne une des-

1. En 1886, Mattéi constate l'existence à l'état normal et pathologique des fibres musculaires lisses signalées par Braun aussi bien dans le voisinage des vaisseaux qu'au milieu des éléments surrénaux.

cription très détaillée des lymphatiques (follicules et canaux) déjà figurés par Sappey. Ces vaisseaux accompagnent en général au nombre de deux les artères et les nerfs; leur calibre chez l'homme varie entre 0,3-1 millimètre, mais chez le bœuf et le cheval il s'élève à 1-1,5 millimètre.

A Canalis (1887) on doit la première indication d'éléments parenchymateux en voie de division indirecte; pour cet auteur, ces phénomènes sont la preuve qu'il se produit dans ces organes une consommation d'éléments cellulaires qui doit être très lente, tout au moins si on en juge d'après la prolifération cellulaire peu active qui est destinée à la compenser; ensuite Canalis montre qu'il n'y a jamais de régénération de la capsule au sens propre du mot.

L'année 1888 voit paraître le mémoire de Rabl consacré à l'étude histologique et embryologique de la capsule surrénale des Oiseaux; en somme celle-ci se rapproche très sensiblement des mêmes organes des Mammifères. Une disposition signalée par Rabl mérite une attention particulière : il existerait à la périphérie de la capsule des cylindres corticaux tapissés par une couche de cellules limitant une lumière centrale; ces éléments sont disposés sur une rangée, ont une forme columnaire et renferment un noyau et une granulation pigmentaire [1].

Des faits analogues sont d'ailleurs indiqués quelques années plus tard par Pfaundler et Manasse. Au cours d'une description approfondie de la structure intime de la capsule chez l'homme, le chien, le cheval, le rat, la souris, la chauve-souris, etc., Pfaundler montre que certains cylindres possèdent une lumière centrale occupée par des vaisseaux : « Ein Lumen des Hohlencylinders und der Rinne verlauft jedesmal das erwähnte dunnwandige Gefäss [2]. » De ses observations histologiques il se croit autorisé à émettre l'opinion (so liegt die Vermuthung) que les cellules surrénales élaborent certaines granulations qu'elles versent dans le courant sanguin. Les capsules seraient des organes dont les éléments élaborent « eigenthumliche Stoffe in Form feinster Körnchen ausgeschiedenen und deren Gefässe die ausgeschiedenen Körnchen aufnehmen und abfuhren [3] ». Par conséquent les granulations qu'on observe dans le

1. Pl. XXI, fig. 15.
2. P. 527.
3. P. 550.

sang des Mammifères proviendraient, tout au moins en grande partie, des capsules surrénales [1].

En 1891, Fusari, à l'aide des méthodes de Ramon y Cajal et de Paul Ehrlich, précise la description des éléments nerveux de la glande surrénale.

Comme nous le disions plus haut, Manasse retrouve chez les Mammifères (homme, bœuf, etc.) des dispositions comparables à celles signalées par Rabl chez les Oiseaux et Pfaundler chez les Mammifères : pour cet auteur tout cylindre cellulaire présente en son milieu une lumière renfermant un contenu brunâtre et des hématies [2]. Malheureusement, les travaux des observateurs en question ont paru à des dates très rapprochées, et aucun d'eux n'a discuté les résultats de ses devanciers : dans ces conditions il est fort difficile de décider si les lumières vasculaires de Pfaundler et les cavités libres de Rabl correspondent bien aux espaces lacunaires observés par Manasse.

Enfin nous signalerons les récentes observations [3] de Dogiel sur les éléments nerveux des capsules. Pour le professeur russe, de toutes les zones de la substance corticale, c'est l'interne qui est la plus abondamment pourvue en nerfs, mais c'est dans la substance médullaire que ceux-ci sont les plus nombreux. Les nerfs décrivent au sein du parenchyme un plexus dont chaque maille est occupée par une cellule médullaire. Quant aux cellules nerveuses, elles sont isolées ou groupées en amas plus ou moins importants, et dans la substance médullaire elles sont en proportion prédominante vis-à-vis des cellules surrénales proprement dites. En somme, d'après Dogiel, il existe dans la substance médullaire deux sortes d'éléments : des cellules glandulaires et des cellules nerveuses ; celles-ci n'ont entre elles aucune relation. Les cellules nerveuses méritent pleinement cette épithète et ne peuvent se distinguer en aucune façon des cellules d'un ganglion sympathique quelconque. Les nerfs, après avoir dessiné des plexus compliqués, se terminent à la surface des éléments glandulaires.

En résumé, malgré de très importantes acquisitions dans le domaine anatomique, il faut reconnaître que les résultats obtenus

1. Rappelons à ce propos que Carlier a décrit en 1893 dans les capsules d'un hérisson en hibernation des corpuscules zymogènes qui passeraient ensuite dans les vaisseaux sanguins ou lymphatiques.
2. Voir en outre 2e partie.
3. Faites à l'aide de la méthode de Ramon y Cajal.

par les auteurs ne nous éclairent guère sur le rôle physiologique des capsules et ne peuvent pas davantage servir à comprendre les phénomènes découverts par les physiologistes modernes.

III. — Physiologie.

L'importance fonctionnelle des capsules surrénales a été mise en lumière par le mémoire d'Addison : *On the constitutional and local Effects of Disease of the Suprarenal Capsules*, publié à Londres en 1855. Mais l'histoire physiologique de ces organes date de l'expérience cruciale que réalisa en 1856 Brown-Séquard [1]. On doit à l'ancien professeur du Collège de France d'avoir le premier institué des expériences précises sur cette question; il eut le mérite d'établir ce fait fondamental que les capsules surrénales sont des organes indispensables à la conservation de la vie. Brown-Séquard observa en effet que chez les animaux l'extirpation des capsules surrénales est invariablement suivie de mort.

Les conclusions de Brown-Séquard furent vivement attaquées par Gratiolet, Philipeaux et Martin-Magron, qui attribuèrent à l'intervention opératoire seule les suites mortelles constatées par leur adversaire.

Schiff reprit l'étude de la question et obtint des résultats opposés à ceux de Brown-Séquard; il crut pouvoir conclure de ses expériences que les capsules ne jouaient pas de rôle important dans l'économie animale.

Harley enfin vint singulièrement ébranler la théorie soutenue par Brown-Séquard en conservant en vie des rats et des cobayes auxquels il avait enlevé les deux capsules.

En revanche, Nothnagel fit connaître des faits confirmatifs des résultats de Brown-Séquard. L'illustre savant répondit d'ailleurs à ces critiques par de nouveaux faits et défendit presque intégralement ses premières idées. Néanmoins les divergences qui séparaient les auteurs nécessitaient de nouvelles recherches.

En 1889, Tizzoni publie un important mémoire, remarquable par le grand nombre des expériences et par l'intérêt des résultats qui y sont exposés. L'auteur italien pratique par écrasement la destruction des capsules surrénales sur un nombre considérable d'ani-

1. Je passe sous silence les théories hypothétiques défendues par les anciens auteurs, Meckel, Nägel, Bergmann, Simon, etc., dont les travaux sont d'ailleurs résumés dans le mémoire d'Ecker (1).

maux (54) et constate que l'ablation complète de ces organes est invariablement suivie de mort, plus ou moins rapidement, et que lorsque la survie a quelque durée, les phénomènes addisoniens peuvent apparaître. Tizzoni met en outre en lumière l'importance des phénomènes nerveux consécutifs à l'ablation des deux capsules; suivant cet auteur, en effet, les glandes surrénales doivent être considérées comme des organes qui ont des connexions étroites avec le système sympathique; en pratiquant l'examen histologique des animaux opérés, il a pu constater des altérations du cerveau, du cervelet, de la moelle et des nerfs périphériques; en outre il a observé que les lésions consécutives du sympathique sont toujours accompagnées de congestion, de troubles dans la circulation lymphatique et d'hémorragies. Tizzoni n'hésite pas à comparer les symptômes observés chez les lapins décapsulisés au syndrome clinique de la maladie d'Addison; pour lui il s'agit sans conteste d'une maladie bronzée expérimentale.

Malgré leur grand intérêt, ces expériences ne déterminent en aucune façon le rôle que peut jouer la capsule surrénale; bien plus, certains auteurs, si l'on s'en rapporte à Stilling, n'hésitaient pas à considérer celle-ci comme un organe embryonnaire dont l'importance fonctionnelle serait comparable à celle du parovarium par exemple. Telles sont les raisons qui ont conduit Stilling (2) à tenter de démontrer que les capsules ont une importance dans l'économie animale; cet auteur a trouvé dans les faits d'hypertrophie compensatrice une preuve décisive de la légitimité des vues émises trente ans auparavant par Brown-Séquard : Stilling a montré [1] que, à la suite de l'extirpation d'une des capsules surrénales, l'organe laissé en place subit des modifications qui ne sauraient être comprises si ces organes ne jouaient aucun rôle dans l'économie : dans ces conditions, en effet, la glande restante est le siège d'une hypertrophie compensatrice.

En 1890, Stilling (3) fournit de nouvelles preuves de la réalité de ces processus et met en évidence certains phénomènes consécutifs à l'ablation des capsules; parmi ceux-ci, signalons l'apparition de capsules surrénales accessoires dont la présence permet d'expliquer en maintes circonstances les divergences qui divisent les auteurs.

1. Voir, pour le détail, 2e partie.

Les recherches de Canalis, confirmées par Stilling, ont montré que chez les lapins normaux les capsules surrénales accessoires se rencontrent en moyenne dans la proportion de 1/20 [1]; or, après la destruction des deux capsules surrénales, Stilling les a vues se développer chez tous les lapins auxquels il avait fait subir cette opération. Remarquons à ce propos que celles-ci apparaissent moins fréquemment après l'extirpation d'un seul organe : « L'extirpation des capsules et l'abolition de leur fonction provoquent dans les quelques cellules dispersées par-ci par-là pendant le cours du développement de l'animal une prolifération excessive des éléments qui seraient restées inertes si les organes principaux avaient continué à fonctionner [2]. » Enfin Stilling décrit à l'intérieur des ganglions sympathiques abdominaux des corpuscules formés par des cellules semblables à celles de la substance médullaire; il les a en outre retrouvées dans le ganglion intercarotidien. Ce sont là des faits qui pourraient peut-être jeter un grand jour sur la pathogénie de la maladie d'Addison.

En tout cas, il résulte des expériences de Stilling un fait indiscutable : la glande surrénale remplit un rôle dans l'économie animale; par conséquent l'opinion (émise par Tizzoni, par Alezais et Arnaud) d'après laquelle la mort des animaux décapsulés serait due simplement aux lésions nerveuses et vasculaires consécutives perd de sa vraisemblance. Ce point établi, les auteurs se sont attachés à déterminer la nature de cette fonction. Marino-Zucco et Dutto d'une part, Tchircoff d'autre part, ont tenté de le faire par la méthode chimique [3].

Sous l'influence des doctrines du professeur Bouchard, Abelous, Langlois et Charrin ont entrepris dans une longue série d'expériences de rechercher si les capsules ne seraient pas chargées d'éliminer, de neutraliser les substances toxiques charriées par le sang.

Abelous et Langlois ont tout d'abord démontré que la destruction de la totalité des deux capsules entraîne fatalement la mort : immédiatement après l'opération les animaux ne manifestent aucune gêne; les accidents exigent quelque temps pour se produire. Par

1. J'ai constaté une proportion sensiblement supérieure sur 41 lapins $\left(\text{soit } \frac{3}{41}\right)$.
2. Stilling (3), p. 825.
3. Je serai très bref sur ces travaux, qui ne rentrent pas dans le cadre des recherches exposées ici.

contre, la destruction d'une seule glande ne provoque pas la mort; les animaux ne présentent aucun trouble; leur attitude et leurs réactions sont absolument normales.

Quand on détruit complètement une capsule et la majeure partie de l'autre, les résultats diffèrent suivant le volume du parenchyme surrénal laissé en place; dans le cas de débris surrénaux importants, les grenouilles se comportent comme celles auxquelles on n'a extirpé qu'une seule capsule; si le fragment est minime, la mort ne tarde pas à survenir.

Ces accidents mortels peuvent être évités ou retardés par l'insertion sous-cutanée de capsules et par l'injection d'extraits aqueux. D'autre part, l'injection intra-veineuse ou sous-cutanée de sang provenant d'une grenouille mourant à la suite de destruction des deux capsules provoque rapidement la paralysie et ensuite la mort. Ces phénomènes sont dus à une action curarisante de la glande surrénale. Abelous et Langlois concluent de la façon suivante : « Les capsules surrénales sont des glandes vasculaires sanguines dont l'importance est manifeste; ce sont des organes chargés d'élaborer des substances fabriquées sans doute au cours du travail musculaire et qui s'accumulent dans l'organisme après la destruction des glandes surrénales [1]. »

Toutefois, il convient de rappeler que certains auteurs, peu nombreux à la vérité, soutiennent que les animaux peuvent vivre malgré la destruction des capsules; telle est en particulier l'opinion de Boinet, qui s'est fait remarquer par ses conclusions affirmatives. Pour cet expérimentateur les capsules surrénales seraient des organes sans importance, puisque leur destruction complète non seulement n'entraînerait pas la mort, mais qu'en outre l'animal résisterait aussi bien à la fatigue qu'un individu normal. De même Berutti et Perosino, Giliberti et Mattei auraient antérieurement constaté, après décapsulisation complète, des survies d'une soixantaine de jours.

Non moins contradictoires sont les résultats fournis par la méthode chimique : Pellacani et Foà, Mattei, Alexander, Marino-Zucco, Dutto, Guarucceri, Oliver et Schafer, Gourfein, Symonovicz et Cybulsky croient, étant donnés les effets produits par des injections d'extraits variés de capsules surrénales, pouvoir conclure à la

. Abelous et Langlois (3), p. 247.

toxicité de ces organes ; la neurine est en particulier mise en cause.

Abelous et Langlois ont de leur côté constaté que l'injection de sang à des animaux décapsulisés provoque un affaiblissement sensible de l'activité musculaire.

Tout dernièrement, L. A. Dubois, frappé par la variabilité d'action des extraits [1] (signalée par Gourfein), a tenté de déterminer la cause de ces variations; il pense, en se basant sur ses nombreuses expériences, que les glandes surrénales sont avant tout des glandes antitoxiques chargées de neutraliser les produits de déchets résultant du travail musculaire et peut-être aussi ceux fournis par le fonctionnement des éléments nerveux; à côté de cette substance antitoxique, il admet en outre l'existence connexe d'éléments toxiques.

Enfin il est un dernier ordre de phénomènes qui semblent déposer en faveur de la théorie soutenue par Abelous, Charrin et Langlois.

Gley s'est tout particulièrement attaché à montrer que certaines substances d'origine microbienne permettent d'agir sur la circulation capillaire; d'autre part Roger et Gilbert, Charrin et Langlois ont montré que dans un grand nombre d'infections cliniques et expérimentales [2] (bacille de Koch, bacille de la diphtérie, pneumobacille, etc.), les capsules surrénales sont le siège d'une hypertrophie remarquable; sous l'influence de cultures vivantes ou de leurs toxines, elles sont le siège de congestions intenses. Pour Roger, « la destruction des capsules doit jouer un grand rôle dans la pathogénie des accidents et représenter le mécanisme de la mort ». Pour Langlois et Charrin, ces phénomènes parlent dans le sens d'une action antitoxique de la glande surrénale; ces auteurs se demandent si ces excès de développement ne sont pas « attribuables aux produits solubles plus abondants que dans les conditions habituelles, que les tissus de ces animaux ont dû pour ainsi dire élaborer, métamorphoser ou éliminer [3] ».

En tout cas quelle que soit l'interprétation donnée, un fait est à retenir : l'hypertrophie des capsules surrénales sous l'influence des substances toxiques d'origine microbienne.

1. Bien qu'obtenus par un même procédé.
2. Roger (2) a donné dans un intéressant article la bibliographie complète de la question.
3. Charrin et Langlois (2), p. 131.

IV. — Embryologie.

Un point est aujourd'hui démontré [1] : les capsules surrénales (une partie tout au moins) et les glandes génitales ont la même origine; toutes deux dérivent de l'épithélium [2] germinal du cœlome.

Telle est l'opinion soutenue par Weldon et Mihalcovics, pour lesquels les amas décrits par tous les auteurs comme représentant l'origine des capsules surrénales sont des produits directs ou indirects de l'épithélium cœlomique. Quant à la substance médullaire, elle proviendrait, en partie tout au moins, du sympathique. Gottschau et Janosik, il est vrai, nient ce fait. Pour ces auteurs le système sympathique ne fournit aux organes surrénaux que quelques cellules ganglionnaires et des fibres nerveuses en petit nombre; les cellules médullaires proprement dites ne sont que des cellules corticales modifiées.

Il convient de faire remarquer que les dernières recherches sont en opposition complète avec cette manière de voir. Pour Inaba, en particulier, qui a étudié très minutieusement à ce point de vue le développement des capsules, ces organes doivent leur origine à deux portions distinctes ontogénétiquement. La substance corticale est un produit de l'épithélium cœlomique; la substance médullaire dérive des éléments sympathiques qui pénètrent ultérieurement dans l'organe. Ces derniers s'accroissent, forment au centre une masse réticulée qui repousse graduellement les cellules corticales. Les connexions avec le système sympathique disparaissent en général vers la fin de la gestation, mais en quelques cas elles persistent un certain temps après la naissance.

En résumé, et ce sont là les seuls faits que nous utiliserons au point de vue anatomique, les capsules surrénales représentent des organes fondamentaux des Vertébrés; elles se développent au voisinage des glandes génitales et des gros troncs vasculaires (artère aorte et veine cave) de l'abdomen.

1. Comme je n'ai pas étudié personnellement le développement des capsules surrénales, je me bornerai à donner un bref exposé des faits les plus saillants dont la connaissance est nécessaire à la compréhension de certaines connexions anatomiques fondamentales.

2. En effet, l'opinion contradictoire soutenue par Balfour, Braun, von Brunn et Mitsukuri semble aujourd'hui insoutenable. D'après ces auteurs, la substance médullaire se développerait dans la partie antérieure du corps de Wolf sur le trajet de la veine cardinale.

PREMIÈRE PARTIE

ANATOMIE COMPARÉE

TECHNIQUE.

La description de la vascularisation a été faite d'après des pièces injectées avec l'une des masses suivantes :

1°

Suif	500 gr.
Cire vierge	10 —
Térébenthine de Venise	30 —
Essence de térébenthine	10 —

A ce mélange [1] on ajoute en aussi grande quantité que possible un des colorants suivants : vermillon, bleu de Prusse, jaune de chrome. Ces trois substances se distinguent aisément l'une de l'autre, et dans le cas d'un triple système vasculaire (Reptiles), leur emploi est particulièrement avantageux.

2°

Gélatine au carmin et au bleu soluble (formules de Ranvier).

Les injections ont été faites en général avec la seringue de Robin; pour les pièces délicates et pour le matériel histologique, je me suis servi du dispositif que j'ai décrit antérieurement [2].

La dissection des nerfs a été pratiquée sur des pièces traitées par l'une des méthodes suivantes :

1°

Acide azotique ordinaire	1 partie.
Eau	4 —

2° Méthode du professeur Mathias Duval (α, acide chromique et glycérine, aa; β, liquide de Müller; γ, acide chromique à 2 0/0).

3° Hydrotomie [3] (particulièrement avantageuse chez les Oiseaux).

Dans tous les cas, les pièces ont été dessinées d'après des épreuves photographiques.

1. Ces formules, qui sont employées au laboratoire d'anatomie du Muséum, m'ont été communiquées par M. Boulart. En outre, cet anatomiste a bien voulu, à mon entrée au laboratoire (1890), m'initier à la pratique des injections.
2. Voir Pettit (1).
3. Voir Marage, p. 5.

MAMMIFÈRES

I. — Ordre des Primates.

1° Les capsules surrénales de l'homme ont été l'objet de trop nombreuses recherches pour que nous revenions sur leur description; d'ailleurs nous retrouverons chez les représentants les plus élevés de l'ordre des Primates des dispositions assez semblables. Tel est le cas, par exemple, des fœtus de gibbon et de gorille étudiés par Deniker; moi-même j'ai pu constater des faits analogues chez le chimpanzé. — Sur un individu de cette espèce (***Troglodytes niger***, L.) mesurant 1 m. 55 de haut, la capsule surrénale droite [1] comparée à celle de l'homme ne présente pas de différence sensible; un point toutefois est à noter : le bord interne de la glande est excavé profondément de façon à s'adapter exactement sur la veine cave; la capsule affecte ainsi des rapports plus étroits que chez l'homme avec le gros tronc veineux de l'abdomen.

La glande gauche a les mêmes rapports que chez l'homme : c'est une sorte de bonnet dont la base est appliquée sur le sommet antérieur du rein correspondant; le bord antérieur est en contact avec le tronc cœliaque, le bord postérieur est échancré et ses deux extrémités sont en rapport avec la veine rénale; la veine capsulaire prend naissance sur la face ventrale et a une existence propre.

2° ***Macacus cynomolgus***, L. — Les deux capsules (Pl. I, fig. 3) sont à peu près situées au même niveau, mais leur forme est extrêmement différente.

L'organe a encore l'aspect d'un bonnet phrygien [2] présentant deux bords, deux faces, et répondant à l'insertion du diaphragme : jamais [3] son bord postérieur ne vient au contact de la veine rénale;

La veine capsulaire émerge de la face ventrale et se déverse dans la veine rénale, à quelques millimètres de l'embouchure de celle-ci dans la veine cave.

Le sang artériel est abondamment fourni à cet organe par trois groupes d'artères comme chez l'homme : l'artère capsulaire inférieure, représentée par plusieurs branches nées de l'artère rénale,

1. Sa base mesurait 20 mm. de large, sa hauteur 15 mm.
2. Sur un individu adulte la base mesure 12 mm., la hauteur 20 mm.; les reins ont 20 mm. × 32 mm.
3. Cinq exemplaires ont été disséqués.

aborde l'organe surtout par sa face dorsale; l'artère capsulaire moyenne naît latéralement de l'aorte au niveau de l'origine du tronc cœliaque et pénètre encore dans la capsule surtout par sa face supérieure; enfin l'artère diaphragmatique inférieure fournit les rameaux de l'artère capsulaire supérieure.

La capsule droite a la forme d'une pyramide triangulaire irrégulière dont la base est creusée en gouttière de façon à s'appliquer étroitement sur la portion dorsale latérale externe de la veine cave; ses faces sont respectivement en rapport avec le foie, les piliers du diaphragme et le sommet antérieur du rein; la vascularisation est sensiblement la même qu'à gauche. Remarquons cependant qu'il n'existe qu'une petite veine capsulaire apparente beaucoup moins volumineuse que du côté opposé; elle émerge du parenchyme surrénal sur la face ventrale et se jette presque immédiatement dans la veine cave. La majeure partie du sang est en effet reversée dans le torrent circulatoire par une série de petites veinules sans existence propre qui se jettent dans la veine cave au point où celle-ci est en contact avec la capsule.

Comme chez l'homme, l'innervation des glandes surrénales est remarquablement abondante; j'ai figuré, Pl. I, fig. 7, les rapports de la capsule gauche avec le système sympathique chez le Macacus sinicus, L. : le ganglion semi-lunaire est représenté par une petite masse globuleuse disposée de telle façon qu'elle semble être une dilatation du nerf grand splanchnique; elle recouvre l'extrémité distale du nerf petit splanchnique. A droite le ganglion semi-lunaire est placé un peu plus en avant, à quelques millimètres seulement de l'artère rénale. Ces ganglions émettent de très nombreuses branches (plus de trente) qui abordent la capsule surtout par sa face dorsale en suivant les artères dans leur parcours; ils sont réunis l'un à l'autre par la masse épaisse (disposée obliquement par rapport à l'axe du corps) du plexus solaire.

Les détails dans lesquels je suis entré à propos du macaque me permettent d'être bref pour les autres représentants du groupe; je me bornerai à signaler les particularités caractéristiques.

3° *Cercopithecus mona*, Geoffr. — La forme des capsules rappelle assez exactement celle des mêmes organes du macaque (Pl. I, fig. 5); j'insisterai simplement sur le mode de division des artères capsulaires; celles-ci naissent encore par trois origines distinctes, mais le rameau initial ne tarde pas à émettre successivement une

série d'artérioles rangées à la façon des dents d'un peigne; cette disposition est surtout évidente pour l'artère capsulaire inférieure.

4° *Cercocebus collaris*, Gray et Geoffr. — Nous retrouvons les mêmes faits encore plus accusés chez Cercocebus collaris, ainsi que le montre la figure 6, pl. I. Des trois artères capsulaires naissent d'un seul côté une série de rameaux réguliers qui dessinent une sorte d'auréole autour de l'organe: en outre quelques branches supplémentaires proviennent directement de l'artère rénale; elles aussi peuvent présenter cette ramification pectinée.

5° *Mandrilla mormon*, Desm. — La capsule gauche (Pl. I, fig. 1) a une forme spéciale, qui mérite d'être signalée: elle est constituée par une masse aplatie triangulaire présentant sur ses bords une ou deux échancrures; la portion externe de son bord postérieur est en contact avec la veine rénale.

6° *Inuus ecaudatus*, Geoffr. — Cet animal (Pl. 1, fig. 2) présente des dispositions analogues à celles signalées chez le type précédent; la capsule gauche a encore une forme triangulaire, mais les trois côtés sont sensiblement égaux.

7° *Cynocephalus sphinx*, L. — La capsule du cynocéphale diffère au point de vue de la forme de celle des types précédents; c'est une masse quadrangulaire peu épaisse, de la face ventrale de laquelle émerge la veine capsulaire. Pl. I, fig. 4, j'ai figuré l'origine (*v. c. a.*) de ce vaisseau; on peut constater que celui-ci est dû à la réunion de plusieurs branches qui ramènent directement le sang du parenchyme surrénal et qui viennent toutes converger au même point. La capsule droite a une forme olivaire; la veine capsulaire naît de son extrémité antérieure.

8° *Cynocephalus hamadryas*, L. — Ce type présente à peu de chose près les mêmes particularités que le précédent.

9° *Cebus capucinus*, L. — Chez le sajou, les capsules offrent une particularité nouvelle; en effet elles présentent toutes deux sur la face ventrale un sillon profond. A gauche la veine capsulaire naît au niveau de cette dépression; à droite elle est disposée en écharpe à la surface de la face ventrale.

10° *Hapale jacchus*, Geoffr. — Le ouistiti nous offre des formes absolument différentes de celles présentées par les autres Primates; les capsules sont constituées par des masses globuleuses, dépourvues de contours nettement définis; c'est à peine on constate un léger aplatissement au contact du rein.

La veine capsulaire gauche prend naissance sur la face ventrale de la capsule et se jette dans la veine rénale.

La capsule droite est logée dans l'espace limité par le foie, la veine cave et le rein; elle est légèrement excavée de façon à se mouler sur ces deux derniers organes. La veine capsulaire émerge sur la face ventrale et remonte un peu en avant pour se jeter dans la veine cave.

Enfin il existe une disposition remarquable signalée chez l'homme par Tuffier et Lejars, Quenu et Lejars, qui mérite de nous arrêter un instant. Ces auteurs ont, au cours de leurs études sur la capsule adipeuse, constaté l'existence d'un système de vaisseaux dont l'Anatomie comparée permet peut-être de déterminer la signification. D'après ces auteurs, les veines adipeuses du rein dessinent des mailles qui aboutissent aux branches de la veine rénale; en dehors c'est à une longue arcade veineuse qu'elles aboutissent, arcade qui circonscrit dans toute sa hauteur le bord convexe du rein et qui se termine en haut dans la veine surrénale, en bas dans les veines spermatiques. Cet arc veineux périrénal est constant; quelquefois il est brisé en son milieu et la continuité n'est assurée que par des rameaux peu volumineux.

J'ai pu retrouver des dispositions analogues chez un grand nombre de Mammifères (en particulier chez les Macaques, les Rongeurs, etc.) : en général un tronc veineux de petite taille vient se jeter dans la veine capsulaire; mais, en certains cas, quelques rameaux viennent déboucher dans la capsule même : chez le Macaque j'ai noté cette disposition à plusieurs reprises; la capsule gauche d'un Kangourou que j'ai disséqué présentait une veinule d'un millimètre de diamètre qui se jetait dans le parenchyme surrénal; chez le Thylacine j'ai constaté des faits plus significatifs encore : deux troncs veineux mesurant plus de deux millimètres de diamètre et provenant de la capsule adipeuse venaient se déverser à l'intérieur de la glande surrénale droite; chez un fœtus de mouton enfin un tronc veineux volumineux se jetait dans l'organe en question. En somme nous sommes en présence d'un système de dérivation qui dans quelques cas peut atteindre une certaine importance. L'Anatomie comparée semble d'ailleurs pouvoir jeter quelque lumière sur ce point; en effet si on rapproche ces faits de certaines dispositions réalisées chez les Oiseaux [1], on est tout naturellement

1. Voir plus bas.

amené à penser que l'arc surrénal décrit par les auteurs précités n'est peut-être qu'un vestige du système porte surrénal qui, comme nous le verrons ultérieurement, acquiert un développement considérable chez les Sauropsidés.

II. — Lémuriens.

Les animaux de ce groupe ont été fort peu étudiés au point de vue qui nous occupe; Meckel regrettait la rareté de ces animaux, qu'il n'avait eu que fort rarement l'occasion de disséquer. Le seul représentant de cet ordre qu'il ait étudié est le Lemur gracilis; encore ne le fait-il qu'en termes fort brefs. Pour ma part j'ai pu compléter les renseignements fournis par l'illustre anatomiste par l'examen de Lemur Catta, L. et de Lemur Mongoz, L. Ces deux espèces présentent des ressemblances assez grandes pour que je puisse les décrire simultanément. La capsule gauche a la forme d'une languette oblongue présentant deux faces et quatre bords. La face ventrale est légèrement bombée; la face dorsale est concave. Les bords antérieur, interne et postérieur, sont à peu près rectilignes; le bord externe dessine dans sa portion antérieure une ligne convexe; dans sa partie postérieure il décrit une cavité qui s'applique sur la veine rénale. En outre, l'organe est en rapport avec la veine rénale par le quart postérieur de sa face dorsale; le restant de celle-ci repose sur le diaphragme, mais par aucun point elle n'est en contact avec la veine cave.

Chez les deux spécimens que j'ai disséqués, la capsule gauche présentait les dimensions suivantes :

	Longueur.	Largeur.
Lemur Catta................	15 mm.	5 mm.
Lemur Mongoz..............	18 —	6 —

La capsule surrénale droite a la forme d'une masse arrondie dans laquelle on peut distinguer deux parties : une tête renflée et une portion effilée. Chez les deux types examinés, cette glande adhère par sa face interne à la veine cave (quart dorso-externe); par une minime portion de sa face externe elle est en contact avec le rein, mais son extrémité postérieure est distante de plusieurs millimètres de la veine rénale. Cet organe avait les dimensions suivantes :

	Longueur.	Largeur.
Lemur Catta................	10 mm.	4 mm.
Lemur Mongoz..............	13 —	4 —

Le sang artériel est fourni aux capsules par trois paires d'artères correspondant aux vaisseaux capsulaires des Primates; leur point d'origine est indiqué sur la figure 8, pl. I.

A droite, il n'existe pas de veine capsulaire proprement dite; le sang se déverse directement dans la veine cave au point où celle-ci s'unit à la capsule; à gauche, chez Lemur Mongoz, la veine capsulaire se jette, après un trajet distinct de quelques millimètres, dans la veine rénale; chez Lemur Catta, j'ai constaté que ce vaisseau se déverse directement dans la veine cave; c'est là un fait unique. Remarquons toutefois qu'il serait imprudent d'affirmer qu'il s'agit là d'un caractère spécifique, et non pas d'une simple anomalie individuelle; en effet, je n'ai étudié qu'un seul exemplaire de cette espèce.

Disons enfin que, d'après Meckel, les Galéopithèques se distingueraient par la petitesse de leurs capsules.

III. — Chiroptères.

Par leur forme globuleuse, les capsules des Pipistrelles (*V. pipistrellus*, Schreb.) rappellent les mêmes organes des ouistitis; ce sont des masses ovoïdes qui affectent des rapports plus immédiats avec les veines rénales que chez les animaux précédemment étudiés. En effet, la capsule gauche est placée en sautoir sur la veine rénale, à l'union de son tiers moyen avec son tiers postérieur. Le fait caractéristique est le suivant : les capsules ne coiffent plus le sommet du rein; toutes deux, la gauche notamment, sont situées dorsalement par rapport à ce dernier. Meckel avait constaté des dispositions analogues chez Vespertilio undatus et chez V. noctula.

IV. — Carnivores.

Dans l'ordre des Carnassiers, les capsules surrénales présentent une uniformité de structure remarquable.

1° *Felis leo*, L. — Chez le lion la capsule surrénale gauche a la forme d'une masse irrégulièrement oblongue; par son bord externe elle est en rapport avec la veine lombaire et par son bord postérieur avec la veine rénale, à laquelle elle est accolée; par une portion de sa face dorsale elle est en contact avec le diaphragme. La face ventrale présente une gouttière transversale dans laquelle vient se loger la veine lombaire. Les Carnivores présentent une particula-

rité qui mérite d'être signalée; il n'existe pas à proprement parler de veine capsulaire; le sang qui a été réduit dans la glande surrénale est reversé dans la circulation générale par des veines intracapsulaires qui se jettent dans la veine en question. Les artères sont fournies : 1° par des branches émanées de l'artère diaphragmatique inférieure; 2° par une artère capsulaire moyenne prenant naissance sur l'aorte un peu en arrière de l'artère mésentérique supérieure; 3° par une artère capsulaire inférieure née de l'artère rénale, à quelques millimètres du tronc aortique.

La capsule droite présente également une dépression sur sa face ventrale; vue de face sa forme est celle d'un triangle. On peut la considérer comme formée de deux parties séparées l'une de l'autre par un sillon peu profond : une partie antérieure cubique et une partie postérieure prismatique.

Un point est à noter : aussi bien à droite qu'à gauche les capsules n'ont pas, ou tout au moins peu de rapports avec les reins.

Sur un très jeune lion mort à la ménagerie du Muséum j'ai pu retrouver les dispositions sus-indiquées; toutefois je dois dire que (Pl. I, fig. 10) la capsule gauche avait une forme beaucoup plus allongée que chez l'animal adulte; quant à la glande droite, elle était représentée par une énorme masse cordiforme située dorsalement par rapport à la veine cave et débordant largement de part et d'autre de ce vaisseau; par son extrémité postérieure elle était en contact avec la veine rénale.

2° *Viverra zivetta*, Schr. — La capsule gauche a la forme d'un quadrilatère allongé, à bords sinueux; sa face ventrale est à peu près plane et elle présente comme chez le lion un sillon transversal dans lequel chemine la veine lombaire; les veines capsulaires se jettent dans cette dernière absolument comme chez l'animal précédent. L'autre capsule est constituée par une languette incurvée du côté de la veine cave, sur le tiers dorso-latéral de laquelle elle est appliquée.

3° *Ursus arctos*, L. — Les sinuosités indiquées chez la civette sont ici beaucoup plus accusées; la capsule gauche a un aspect spécial; c'est une masse triangulaire trilobée prise en écharpe dans sa portion ventro-externe par la veine lombaire; sa base repose sur la veine rénale; elle n'a pas de rapports avec le rein. La capsule droite a la forme d'un boudin aplati au contact de la veine cave et rappelle le même organe du chat; c'est un corps (Pl. I, fig. 11)

formé de deux parties séparées par le sillon de la veine lombaire.

Meckel avait constaté les mêmes dispositions chez deux exemplaires mâle et femelle d'Ursus arctos et Ursus nasica; il avait remarqué en outre que la couleur des capsules chez ces animaux est assez spéciale ; elle n'est plus en effet jaune mais bien rougeâtre.

Ces faits semblent d'ailleurs être communs à la totalité du groupe des carnassiers, ainsi que le montrent les descriptions des anciens auteurs : Süe décrit ces organes chez la loutre (Mustela lutra) et constate qu'ils sont beaucoup plus volumineux chez la mère que chez les fœtus; Daubenton et Perrault s'en occupent également. Non moins étudiées sont les capsules de la loutre marine (Mustela lutris) indiquées pour la première fois par Home et Menzies; Möhring revient sur leur description, insiste sur leurs dimensions considérables et émet l'opinion qu'il existe un rapport entre la fonction du rein et celle des capsules. Seger, au contraire, estime qu'elles ne se distinguent par aucune particularité des mêmes organes des autres carnassiers. Enfin Meckel confirme l'opinion de ce dernier chez nombre de représentants de l'ordre.

V. — Pinnipèdes.

Steller, à qui nous devons les premières indications relatives aux capsules surrénales des Pinnipèdes, fut frappé par l'extraordinaire petitesse de ces organes chez les deux phoques (Phoca jubata et Ph. leonina) qu'il eut l'occasion de disséquer. Les auteurs du XVIIe et du XVIIIe siècle se sont d'ailleurs beaucoup occupés de leur étude. Seger les décrit dans sa monographie du phoque; Perrault les signale chez le veau marin; Schellhammer y décrit une cavité centrale et Kulmus y cherche en vain un canal excréteur.

Au point de vue spécial qui nous occupe, les Pinnipèdes présentent des dispositions très voisines de celles qui ont été signalées chez les Carnassiers.

La capsule gauche a la forme d'une amande arrondie antérieurement et ne mesurant sur un phoque adulte (*Callocephalus vitulina*) que 36 millimètres de longueur, 18 millimètres de largeur et 4 millimètres d'épaisseur; ce qui donne, comme l'avait indiqué Cuvier, un poids extrêmement faible par rapport à celui du rein (1/150 environ). Sa position mérite de nous arrêter : cette glande en effet n'est en contact ni avec la veine cave, ni avec le rein. Elle présente deux faces et deux bords; sa surface est chagrinée. La

face ventrale est creusée d'une sorte d'enfoncement médian (Pl. I, fig. 12 et 13) peu profond; dans son tiers antérieur elle présente une gouttière oblique dans laquelle est logée la veine lombaire; son extrémité postérieure est recouverte par une des veines rénales. Sa face dorsale est à peu près plane et repose en partie sur l'artère aorte et en partie sur le diaphragme. Les deux bords décrivent des courbes de rayon sensiblement égal; l'interne présente une échancrure au point où la veine lombaire aborde la capsule; l'autre bord, qui offre de légères incisures, est également échancré au point où ce vaisseau quitte la glande.

La capsule droite est nettement dorso-externe par rapport à la veine cave, à laquelle sa face est accolée; sa forme peut se ramener à celle d'un prisme triangulaire dont les arêtes ainsi que l'extrémité postérieure seraient émoussées; ses dimensions sur un phoque adulte étaient les suivantes : longueur, 30 millimètres; largeur, 10 millimètres. On peut lui décrire trois faces, une base et cinq bords. La base a la forme de la veine cave sur laquelle elle se moule; la face ventrale présente un sillon longitudinal; la face dorsale, au contraire, est légèrement convexe. La face antérieure se continue sans limite nette avec la face ventrale; elle est excavée de façon à loger la veine lombaire, qui, comme chez les Carnassiers, joue le rôle de veine capsulaire. Le bord interne est dentelé.

Les artères sont au nombre de trois paires. A gauche la première est représentée par deux ou trois rameaux nés latéralement de l'aorte et destinés aux faces dorsale et interne; la seconde émane par trois branches de l'aorte un peu en avant de l'artère rénale; avant d'aborder la glande, elle se divise en un certain nombre de rameaux qui se subdivisent sur les faces ventrale et dorsale; la dernière enfin, peu importante, a son origine dans l'artère rénale; elle se distribue dans l'extrémité postérieure; en outre cette dernière partie reçoit quelques rameaux provenant directement de l'aorte.

La vascularisation de la glande droite comprend également trois groupes d'artères qui s'abaissent surtout sur la face dorsale; la face ventrale ne reçoit du sang que de la dernière artère.

En somme, nous retrouvons chez le phoque des dispositions rappelant de très près celles qui ont été constatées chez les Carnassiers; toutefois il convient de remarquer le minime volume des capsules chez les Pinnipèdes.

VI. — Insectivores.

Le hérisson (*Erinaceus europœus*, L.) a été un objet d'études pour plusieurs anatomistes illustres. Indiquées pour la première fois par Seger, les capsules surrénales du hérisson ont été ensuite décrites par Duvernoy, qui y constate l'existence de l'enveloppe conjonctive (membrana cellulosa). Meckel reprend leur étude à son tour et constate chez un exemplaire l'existence de capsules accessoires.

La forme des glandes surrénales n'a d'ailleurs rien de caractéristique ; toutes deux se présentent sensiblement sous le même aspect, néanmoins la droite est plus petite que la gauche. Il s'agit de masses oblongues assez irrégulières, comme l'avait montré Daubenton, et qui ne sont pas sans rappeler les corps de certains rongeurs. La capsule gauche est incurvée de façon à s'appliquer sur la portion antéro-interne du rein ; la capsule droite affecte une position peu commune : elle est appliquée sur la portion dorsale de la veine cave. A ce propos, il convient de rappeler que le foie recouvre presque entièrement cette glande ; aussi, pour pouvoir figurer celle-ci (Pl. I, fig. 9), on a dû supprimer le foie et réséquer la veine cave.

La taupe présente des dispositions très analogues.

VII. — Rongeurs.

La complexité du groupe zoologique des Rongeurs a son retentissement dans la grande variété qu'on constate dans les dispositions anatomiques des capsules. Néanmoins la plupart des représentants de cet ordre se font remarquer par le développement de leurs glandes surrénales. Cuvier, Frey et Stannius ont nettement mis en lumière cette particularité, surtout manifeste chez le paca et le cobaye.

1° *Lepus cuniculus*, L. — Chez le lapin domestique, les deux capsules sont en contact avec la veine cave. La glande gauche est constituée par une petite masse aplatie, lisse[1], irrégulièrement arrondie, qui vient se loger dans l'angle antérieur formé par la veine cave et la veine rénale ; elle est distante de plusieurs centimètres du rein ; l'autre capsule a plutôt la forme d'une pyramide triangulaire accolée à la veine cave.

Comme chez tous les animaux étudiés jusqu'ici, les capsules

1. Et non pas mamelonnée, comme le ferait croire la figure donnée par Vogt et Yung.

reçoivent un nombre considérable de rameaux nerveux provenant du système sympathique. On a figuré (Pl. I, fig. 16) ces dispositions. Chaque ganglion semi-lunaire envoie une multitude de filets nerveux à chacune des capsules ; remarquons le grand nombre de ces nerfs qui vont se jeter sur l'artère rénale pour y former un plexus; la figure 16 met nettement en évidence la richesse de l'innervation.

2° *Mus musculus*, L. — On constate des rapports très différents chez la souris. Les capsules, qui ici sont représentées par de petites masses arrondies, n'ont plus de connexions aussi étroites avec la veine cave; la capsule gauche en effet est située à l'extrémité antérieure du rein à plusieurs millimètres des gros troncs vasculaires abdominaux; elle est rattachée à ceux-ci par une très longue veine capsulaire qui vient se jeter dans la veine rénale, au voisinage de l'embouchure de celle-ci dans la veine cave; à droite la capsule se trouve simplement au contact de la veine cave. Meckel a signalé des faits très comparables chez Mus rattus, Mus amphibius et Mus decumanus.

3° *Cavia cobaya*, Schreib. — Cet animal est remarquable par le volume de ses capsules; à gauche, c'est une masse prismatique à arêtes émoussées, légèrement incurvée en arrière et appliquée sur le sommet antérieur du rein; la veine capsulaire naît du tiers postérieur de l'organe, et après un trajet de quelques millimètres elle se jette dans la veine rénale. La capsule droite a une forme globuleuse, légèrement excavée au contact de la veine cave qui la masque en partie. Mais le fait caractéristique, c'est le développement qu'atteignent les capsules. Daubenton avait le premier constaté le fait et Meckel en avait été vivement frappé : « Beym Meerschweinchen bermerckte ich zuerst die Nebennieren von einer Grosse, die mich in Erstauen setzte. » Ce dernier savant croyait, en se basant sur ce qui se passe chez l'homme, trouver les capsules encore plus volumineuses chez le fœtus que chez l'adulte; en réalité il n'en est rien; ces glandes subissent après la naissance un accroissement considérable (voir Pl. I, fig. 14 et 15); d'ailleurs, ce n'est pas là un fait isolé; d'autres animaux, le paca entre autres, sont dans ce cas.

En tout cas, le cobaye et le paca partagent à eux deux cette particularité de posséder parmi tous les Mammifères les plus grosses [1]

1. Relativement au poids du corps.

capsules. Les chiffres suivants, empruntés à Cuvier, le montrent nettement; d'après l'illustre anatomiste, le rapport du volume des capsules à celui des reins est le suivant :

Phoque : $\frac{1}{150}$. — Lama d'un jour : $\frac{1}{100}$. — Tigre : $\frac{1}{48}$. — Sarigue : $\frac{1}{45}$.
Cheval : $\frac{1}{30}$. — Guenon mône : $\frac{1}{16}$. — Rat : $\frac{1}{12}$. — Cobaye : $\frac{1}{8\text{-}5}$.

En outre il existe une disposition spéciale qui a vivement intrigué les auteurs : nous voulons parler des gros troncs veineux qui occupent la substance médullaire. A l'époque où Meckel poursuivait ses travaux, l'existence d'une cavité surrénale était encore admise; aussi cet observateur, qui pourtant a démontré pour nombre d'animaux l'inanité de cette opinion, croit-il trouver chez le cobaye « eine Spur von einer Hohle ». En réalité, comme je le disais plus haut, il ne s'agit que de veines visibles sur la coupe macroscopique.

4° *Cynomys ludovicianus*, Wagn. — Le mouton des prairies rappelle assez exactement le cobaye; mais les reins et les capsules sont situés à des niveaux très différents suivant le côté envisagé.

5° *Castor fiber*, L. — L'adaptation à la vie aquatique a pour résultat de mettre en évidence d'une façon particulièrement nette la haute importance des connexions qui rattachent la capsule à la veine cave. Comme on le sait, ce Rongeur présente au niveau des reins un sinus veineux surtout développé à droite, de telle sorte que la veine rénale est excessivement courte; à cause de l'énorme distension subie par la veine cave, il n'existe plus d'espace libre entre cette dernière et le rein; chez le castor, la capsule droite abandonne la place que nous lui connaissons chez les autres Mammifères; elle vient se placer sur la face dorsale de la veine cave, à une certaine distance du rein. C'est une masse allongée, cylindrique, effilée antérieurement et dirigée obliquement. La veine capsulaire se jette dans le sinus près du point où la veine rénale débouche dans celui-ci.

La capsule gauche a une forme également cylindrique et elle est disposée obliquement dans l'angle formé par les veines cave et rénale; elle n'est pas en contact avec le rein.

Scheuchzer, Duvernoy et Daubenton avaient signalé au siècle dernier ces organes chez nombre de Rongeurs; chez l'écureuil

volant, Duvernoy avait décrit une « cavitas perampla » dont Meckel fit justice.

Chez le porc-épic, Perrault avait cru trouver des preuves à l'appui de la théorie qui faisait de ces glandes des reins accessoires; le centre de celle-ci est occupé par une cavité; quant au parenchyme, « il est aussi composé de deux différentes substances, sçavoir l'une charnue et rouge comme un vrai rein, l'autre glandulaire et blanchâtre; ces deux substances étoient mêlées ensemble, en sorte que ce rein faisoit paroître dans sa coupe comme des rayons qui alloient de la circonférence au centre[1].... »

VIII. — Proboscidiens.

C'est à Perrault qu'on doit les premières indications sur les capsules de l'éléphant; chez cet animal, cet auteur constata qu'il n'existait pas de cavité surrénale. Camper n'hésita pas à adopter l'opinion précédente et conclut en disant que les petites poches observées étaient soit des altérations pathologiques, soit encore des sinus veineux. Pour ce dernier : « les reins succenturiaux, d'une figure très allongée, sont couchés des deux côtés de la veine cave à l'endroit de sa bifurcation [2]. » Ils sont constitués par des masses allongées presque cylindriques dans leur partie moyenne et légèrement arrondies aux extrémités.

Meckel admet également que les cavités en question n'étaient autre chose que des veines, mais Cuvier, qui constata sur un éléphant mort au Museum l'existence « de trois petites poches revêtues d'une membrane très déliée [3] », ne partage pas cette opinion; la cavité sanguine qui existe dans la capsule est formée par la dilatation de la veine capsulaire au centre de la substance médullaire; néanmoins, Cuvier ne put déterminer la nature des trois poches sus-indiquées.

IX. — Artiodactyles.

Ovis aries, L. — Chez le jeune mouton, la capsule gauche (Pl. I, fig. 17) a la forme d'un boudin arqué, à concavité postérieure dirigée

1. Perrault, p. 116.

2. La légende de la figure relative aux capsules est curieuse à citer, car elle est un reflet des idées physiologiques de Camper. Le dessin en question « représente l'un des reins succenturiaux coupé dans sa longueur; la substance corticale ne diffère pas sensiblement de celle du rognon, mais elle est plus solide; l'intérieur offre un tissu celluleux rempli de vaisseaux sanguins » (p. 84).

3. Cuvier, t. VII, p. 684.

obliquement par rapport au grand axe du corps; elle se compose d'une portion interne globuleuse en contact avec la veine cave. La veine capsulaire est fort courte; elle émerge de la capsule au voisinage de la veine cave, dans laquelle elle se déverse. Les artères capsulaires serpentent le long du bord antérieur de l'organe en dessinant des ondulations d'où émanent de fines branches perpendiculaires.

La capsule droite a également une forme cylindrique allongée dont l'extrémité externe arrondie est libre; l'extrémité interne est accolée à la veine cave, et c'est en cette région que débouche la veine capsulaire; la glande est dirigée obliquement d'avant en arrière.

J'ai représenté (Pl. I, fig. 18) chez Cervus axis les rapports du sympathique avec la glande surrénale [1]; les plexus sont remarquables par leur densité; et comme toujours l'innervation est assurée par un nombre considérable de filets, soit propres à la capsule, soit communs à celle-ci ainsi qu'au rein et à la veine rénale.

X. — Périssodactyles.

Nous n'avons pas eu l'occasion d'observer un représentant de ce groupe, mais, d'après la description qu'en donne Müller chez le cheval, leur forme et leurs rapports rappellent sensiblement ce qu'on constate chez les Artiodactyles. Ici encore ce sont des masses arrondies de couleur sombre gisant entre les reins et les gros troncs vasculaires de l'abdomen.

XI. — Cétacés.

Hunter a le premier décrit d'une façon précise les capsules des Cétacés; il nota leur petitesse comparée à celle de l'homme et remarqua en outre que toutes deux sont composées de deux substances différentes.

1° *Grampus griseus*, Cuv. — Ce type est remarquable par la différence considérable que présentent les capsules surrénales au triple point de vue de la forme, du volume et de la position.

La capsule gauche (Pl. I, fig. 19) est située dans le plan médian de l'animal, exactement au-dessus de l'artère aorte; sur un individu adulte, elle ne mesure guère plus de 4 centimètres de longueur;

1. Perrault n'avait pu trouver cet organe chez un des Ruminants qu'il avait disséqué. « Il n'y avait pas de rein succenturié chez un cerf du Canada », p. 131.

sa largeur ne dépasse pas 1 centimètre, sa forme est celle d'un croissant à concavité postérieure, tordu de droite à gauche et d'arrière en avant; elle est étroitement accolée au tronc de la veine, avec laquelle elle affecte des rapports aussi étroits que la capsule droite chez la plupart des autres Mammifères.

Son extrémité antérieure atteint le point d'émergence du tronc cœliaque; son extrémité postérieure dépasse de quelques millimètres la veine rénale. La veine capsulaire émerge de la capsule surrénale à l'union de son deuxième et troisième tiers (postérieurs), c'est-à-dire à la hauteur de la deuxième veine rénale. La capsule droite est presque entièrement cachée par la veine cave, car elle adhère à sa paroi dorso-latérale; elle n'en est séparée que par une très mince couche de tissu conjonctif. Sa forme est encore celle d'un croissant, mais son hile est reporté à l'extrémité antérieure; elle s'étend depuis l'origine de l'artère rénale jusqu'à un centimètre environ de la capsule gauche.

2° *Delphinus delphis*, L. — Ces particularités s'atténuent chez le dauphin, étudié dès 1671 par Seger. Chez ce Cétacé, la capsule gauche (Pl. I, fig. 20) se présente sous la forme d'une languette aplatie dont la face dorsale est lisse et la face ventrale est divisée en une série de mamelons; cet aspect avait frappé Seger, qui la croyait formée « aus mehreren Lappen ». Cuvier la décrivait également comme une glande divisée en lobules. L'examen histologique d'autre part montre que ces organes renferment une très grande proportion de tissu lamineux qui délimite dans les couches périphériques un certain nombre de grands alvéoles.

La veine capsulaire naît de la face ventrale et passe dans une échancrure correspondante du bord interne qui est en contact avec l'artère aorte.

La capsule droite a la forme d'un casque surbaissé dont la face creusée en gouttière est accolée à la veine cave; la face dorsale repose sur le diaphragme; quant à la face ventrale, elle présente le même aspect qu'à gauche. On ne peut distinguer nettement comme chez l'homme trois paires d'artères capsulaires; on constate simplement qu'un grand nombre de branches nées isolément de l'angle formé par les veines cave et rénale forment un faisceau qui aborde la capsule par la face dorsale, et qu'en outre quelques rameaux émanés directement de l'artère aorte lui fournissent également du sang.

Parmi ces artères, quelques-unes, après avoir plongé dans le parenchyme surrénal, en ressortent et vont se jeter dans le plexus de la capsule du rein.

Les veines capsulaires existent des deux côtés et se jettent dans les deux cas dans la veine cave; mais seule la veine du côté gauche a un trajet assez long.

XII. — Édentés.

De l'étude des animaux précédents il ressort que, d'une façon générale, les deux capsules surrénales peuvent avoir en certains cas des rapports plus ou moins étroits avec la veine cave; l'observation du Paresseux est particulièrement instructive à ce point de vue. Chez *Bradypus tridactylus*, Cuv., aucune des deux capsules n'a de rapports avec le rein; toutes deux sont étroitement accolées à la veine cave; la capsule droite elle-même est située à plusieurs centimètres en avant du sommet antérieur du rein correspondant.

Les deux capsules se présentent sous l'aspect de petites olives renflées antérieurement et effilées à l'autre extrémité; dans les deux cas les veines capsulaires, par suite de la proximité de la veine cave, sont très courtes.

Chez Myrmecophaga tamuanda, Meckel avait constaté que les capsules sont de même relativement volumineuses, mais pas plus chez cet animal que chez le Tatou il n'avait indiqué les rapports que ces organes affectent vis-à-vis de la veine cave.

XIII. — Marsupiaux.

1° *Thylacinus cynocephalus*, Wagn. — On retrouve chez le Thylacine des dispositions analogues à celles qui ont été indiquées chez le Paresseux; tant par sa forme que par son éloignement du rein et ses rapports avec la veine cave, la capsule surrénale droite de ce Marsupial rappelle celle du Bradypus. Cet organe est en effet séparé du rein par un intervalle considérable; son extrémité postérieure est à plus de deux centimètres de la veine rénale; quant à sa forme, c'est une sorte de boudin irrégulier aplati au contact de la veine cave. L'autre capsule est représentée par une masse volumineuse, réniforme, dont la concavité vient au contact de l'artère aorte; la partie postérieure est en rapport avec la veine rénale.

2° *Didelphis virginiana*, Shaw. — En revanche, chez la Sarigue nous retrouvons les connexions habituelles. La capsule gauche est

piriforme et en rapport avec le rein; l'autre capsule est située un peu en avant et se trouve au contact du rein et du foie; c'est une petite masse arrondie appliquée sur la veine cave. Sur l'animal que j'ai disséqué (femelle adulte), les glandes étaient fort petites; mais chez un Kangourou géant j'ai constaté des proportions inverses. Rappelons toutefois que pour Meckel la petitesse des capsules est de règle chez les Marsupiaux.

XIV. — Monotrèmes.

La rareté des documents bibliographiques m'engage à décrire d'une façon spéciale les capsules surrénales de l'Ornithorynque. Les deux seuls auteurs qui, à ma connaissance, se sont occupés de cette question sont Meckel et Owen. Le premier se borne dans sa monographie de l'Ornithorynque à signaler les capsules; en outre celles-ci sont figurées incidemment dans une planche de splanchnologie générale.

Dans ce dessin, ces organes sont représentés simplement comme de petites masses arrondies, sans formes ni rapports bien nettement définis: la vascularisation fait d'ailleurs défaut.

Owen décrit à son tour les capsules surrénales de l'Ornithorynque; encore ne le fait-il qu'en termes fort brefs : « Les corps surrénaux, dit-il, présentent un volume modéré, la structure ordinaire, et occupent la place accoutumée à l'extrémité interne du rein. »

Tout d'abord nous devons faire remarquer que chez les deux exemplaires que nous avons examinés le volume des capsules surrénales comparé à celui des reins était assez considérable : les poids de ces deux organes étaient entre eux dans le rapport de 1 à 4 environ; comme on le sait, c'est là un rapport relativement élevé.

En outre, la forme des deux capsules surrénales diffère sensiblement à gauche et à droite.

Capsule surrénale gauche. — Elle a la forme d'une languette oblongue, disposée obliquement d'arrière en avant par rapport à l'axe du corps; son extrémité antérieure est recourbée vers le rein. Par son extrémité postérieure, la capsule surrénale gauche est en rapport avec la veine rénale correspondante, contre laquelle elle est étroitement appliquée; la portion moyenne de son bord externe est en contact avec le bord antéro-interne du rein; son bord postéro-interne enfin est distant de 6 millimètres de la veine cave.

L'extrémité antérieure des capsules droite et gauche est en rapport avec le diaphragme.

Chez les deux Ornithorynques que nous avons examinés, les capsules du côté gauche mesuraient :

1er exemplaire : longueur 10 mm.; largeur 4 mm. 5.

2e exemplaire : longueur 20 mm.; largeur 9 mm.

La capsule surrénale gauche reçoit du sang artériel par une branche née de l'artère rénale à égale distance du rein et de l'artère abdominale; ce vaisseau aborde la capsule par son extrémité postérieure. Le sang veineux est déversé par deux veines qui débouchent directement dans la veine rénale aux deux angles qui limitent postérieurement la capsule; ce sont deux troncs assez volumineux qu'on peut suivre environ jusque vers la moitié de la longueur de la glande; par suite de la coalescence de la veine rénale et de la capsule, ils n'ont pas d'existence distincte.

Capsule surrénale droite. — Elle a la forme d'une sorte de bonnet arrondi, dont la base serait excavée de façon à s'appliquer exactement sur la portion antéro-interne du rein; elle remplit presque complètement l'espace limité par les veines cave et rénale et par le rein; par son bord interne, elle est en rapport avec la veine cave; son extrémité postérieure n'est distante que de quelques millimètres (2-3 mm) de la veine rénale.

L'aorte émet, un peu en arrière de l'origine du tronc cœliaque, une branche qui donne des rameaux à la capsule; le sang veineux est ramené, comme pour la capsule gauche, par deux vaisseaux qui se jettent dans la veine rénale à quelques millimètres du rein; par suite de l'éloignement de la glande, ces veines forment deux troncs isolables. Comme dimensions nous avons trouvé les chiffres suivants :

1er exemplaire : longueur de la base 7 mm; hauteur 6 mm.

2e exemplaire : longueur de la base 15 mm : hauteur 9 mm.

RÉSUMÉ.

En somme, les capsules surrénales présentent dans la série des Mammifères une conformité assez grande; leur volume toutefois, chez les différentes espèces, est sujet à des variations importantes (de 1 à 30). Mais chez tous les animaux elles jouissent d'une innervation et d'une vascularisation particulièrement riches. A ce propos, remarquons que, malgré son faible poids, la capsule possède de

nombreux vaisseaux qui lui sont propres, alors que des organes plus volumineux, tels que la rate, sont vascularisés par des troncs artériels destinés en même temps à d'autres appareils anatomiques.

La capsule surrénale droite offre dans toute la classe une fixité de rapports remarquables : chez tous les Mammifères, en effet, elle est en contact avec la veine cave [1], qu'elle suit d'ailleurs dans ses déplacements (Castor); seules ses connexions avec le rein peuvent faire défaut.

La glande gauche est en général (en particulier chez l'homme et les plus élevés des Primates) à une certaine distance de la veine cave; néanmoins chez quelques types (Lapin, Grampus), elle peut contracter des rapports étroits avec le gros tronc veineux de l'abdomen.

Si on rapproche ces faits des données embryologiques et pathologiques qui nous montrent que les rapports des capsules avec les reins n'ont qu'une valeur secondaire, mais non ontogénétique, on est amené à conclure que les connexions véritables des glandes surrénales sont avec la veine cave. Chez les Mammifères, ces dispositions sont quelque peu masquées, surtout chez les types élevés; au contraire, chez les animaux inférieurs, comme nous le verrons bientôt, ces rapports sont constants.

OISEAUX

On doit à Haller la première vue d'ensemble sur les capsules surrénales des Oiseaux. Quant à Perrault, il se borna, au cours de ses dissections, à signaler la présence de ces organes chez un certain nombre de types; mais cet auteur n'avait pas une notion nette de la glande surrénale [2] et il identifiait tantôt à des capsules, tantôt il rapportait aux glandes génitales les petits corps qu'il observait au voisinage des reins. Blumenbach eut le premier le mérite de démontrer rigoureusement l'existence de ces organes chez les Oiseaux.

Meckel, dans son travail déjà cité, reprit l'étude de la question

1. Comme je l'ai indiqué, ces rapports deviennent d'une façon générale de plus en plus étroits à mesure qu'on descend l'échelle zoologique; peu accusées chez l'homme, ces connexions peuvent affecter une plus grande intimité chez nombre de Mammifères.

2. C'est ainsi que Perrault, qui eut l'occasion de disséquer quatre Casoars, ne donne aucune indication sur les capsules surrénales.

au début de ce siècle; il confirma les conclusions de Blumenbach et décrivit les capsules chez un nombre considérable d'Oiseaux; en outre il mit nettement en lumière les rapports que les capsules affectent dans cette classe vis-à-vis des organes génitaux[1].

Les glandes surrénales présentent dans la classe des Oiseaux une grande uniformité de structure et de connexions, en rapport d'ailleurs avec la remarquable homogénéité du groupe. Toutefois, elles affectent des dispositions beaucoup plus voisines de celles qui sont réalisées chez l'embryon, des rapports ontogénétiques beaucoup plus étroits que chez les Mammifères.

I. — Apteryx.

Ce type (*Apteryx mantelli*, Shaw.) mérite une description spéciale; en effet les capsules affectent chez cet Oiseau (Pl. II, fig. 7) des caractères quelque peu différents de ceux qu'on observe chez les autres représentants du groupe. La glande droite est représentée par une masse surbaissée, légèrement bombée sur ses deux faces. Vue par la face ventrale, elle se présente comme un corps triangulaire qui vient se loger entre la veine cave et le rein; le bord qui regarde le rein est excavé de façon à laisser une place pour le testicule; le bord antérieur arrondi est libre, au contraire; quant à la face dorsale, elle est en majeure partie au contact du sommet du rein. La capsule de l'individu que j'ai disséqué mesurait 4 millimètres de largeur sur 11 millimètres de longueur.

A gauche on constate les mêmes rapports; indiquons simplement que la capsule est située un peu plus en avant qu'à droite; sur le même exemplaire elle mesurait 3 millimètres de largeur sur 12 millimètres de longueur; la veine capsulaire (*vca*) est due à la réunion d'un grand nombre de petites veinules qui dessinent à la surface de l'organe d'élégantes arborisations; elle se jette après un trajet de quelques millimètres dans la veine cave.

II. — Coureurs.

Struthio camelus, L. — Sur une autruche adulte la capsule gauche se présente comme une masse moniliforme volumineuse (Pl. II, fig. 4) mesurant 6 centimètres de long sur environ 12 millimètres. On peut lui décrire deux faces, une base, un sommet et deux bords. La base

1. Comme pour les capsules des Mammifères, on a cru longtemps à l'existence d'une cavité; Meckel et Stannius se sont énergiquement élevés contre cette opinion.

est oblique et ne vient pas comme chez l'Apteryx et la très grande majorité des autres Oiseaux au contact de la veine cave; sur la face ventrale, légèrement vallonnée, prend naissance la veine capsulaire. La face dorsale est en rapport avec le rein; le sommet est arrondi; quant aux bords, ils sont sensiblement rectilignes.

La capsule droite a la forme d'un casque surbaissé dont la base s'applique étroitement sur le tiers dorso-latéral de la veine cave; des deux faces qui sont bombées, l'une (dorsale) est en contact avec le rein, l'autre (ventrale) avec une artère mésentérique.

Notons que chez l'exemplaire adulte que j'ai disséqué les testicules ne touchaient pas les capsules; c'est là une disposition exceptionnelle, comme nous le verrons dans la suite; il est vrai que les glandes génitales étaient très peu volumineuses et qu'au moment de l'activité sexuelle elles pouvaient fort bien, étant donnée la faible distance qui les séparait, arriver au contact des capsules, tout au moins au contact de la capsule gauche. D'ailleurs, j'ai constaté ces rapports chez un jeune Nandou[1] qui ne diffère guère sous les autres rapports de l'autruche.

III. — Rapaces.

Chez le Vautour (*Gyps fulvus*, Briss.) les deux capsules sont accolées à la portion dorsale de la veine. La capsule surrénale gauche a la forme d'une masse polyédrique à contours arrondis; on peut lui décrire deux faces, deux bords et une base. La face dorsale est à peu près plane; elle présente un léger sillon correspondant à l'artère aorte; en outre elle est en rapport par sa portion antérieure avec le poumon, par sa portion postérieure avec le rein. La face ventrale, très bombée, est parcourue par la veine capsulaire, qui reçoit la veine testiculaire avant de se jeter dans la veine cave. La base est excavée en gouttière.

La glande droite a une forme plus surbaissée; elle présente des connexions très analogues; toutefois elle est située plus dorsalement et plus antérieurement que l'autre.

Sur un exemplaire adulte, les capsules présentaient les dimensions suivantes :

	Longueur.	Hauteur.	Épaisseur.
A droite...........	18 mm.	7 mm.	4 mm.
A gauche..........	14 —	8 —	3 —

1. Le Nandou examiné était pourtant un jeune animal.

Le Faucon (*Falco peregrinus*, L.) offre des dispositions trop voisines pour que je m'attarde à sa description : la figure 2 de la planche II, qui d'ailleurs s'appliquerait presque aussi exactement au type précédent, met nettement en lumière les faits sus-indiqués. Signalons toutefois les rapports que les testicules affectent vis-à-vis des glandes surrénales : à gauche les deux organes sont en contact; le testicule recouvre même une partie de la capsule; à droite les rapports sont moins étroits, le testicule est simplement au voisinage de la glande. Dans le cas d'une femelle, l'ovaire aurait avec la capsule gauche les mêmes rapports que le testicule, comme le montre la figure 3 de la planche II, empruntée à un Échassier.

IV. — Passereaux.

Dans cet ordre, les capsules (*Corvus monedula*, L.) se présentent comme deux petites masses arrondies dont les rapports sont ceux qui viennent d'être indiqués.

V. — Grimpeurs.

La capsule surrénale droite (*Psittacus*) a la forme d'une pyramide triangulaire à arêtes émoussées dont la base est à la fois en contact avec l'artère aorte et la veine rénale; à gauche les rapports avec l'aorte sont beaucoup moins intimes.

VI. — Columbines.

A gauche, la forme de la capsule (*Columba livia*, L.) est celle d'une petite olive déprimée; à droite son aspect est particulier : elle se présente comme une lame épaisse et surbaissée insérée sur la portion dorso-externe de la veine cave.

VII. — Gallinacés.

La capsule gauche (*Meleagris gallopovo*, L.) est une masse lentilliforme excavée de façon à s'appliquer sur l'artère aorte; de plus, par son bord interne elle adhère à la veine cave; sur la face ventrale se dessine la veine capsulaire, qui se déverse dans la veine cave. De l'autre côté la glande affecte la forme et les rapports indiqués chez les Rapaces; mais sa face dorsale présente un double sillon correspondant à l'artère aorte. Ces dispositions sont réalisées chez le Hocco, le Faisan, le Dindon, etc.; les connexions avec les organes génitaux sont celles qui ont été déjà signalées. Quand il

s'agit d'une femelle, la glande génitale recouvre en partie la capsule droite; chez le mâle, le testicule occupe la place de l'ovaire et ses rapports avec la capsule sont les mêmes; à droite, il n'y a pas contact entre les deux organes en question.

VIII. — Échassiers.

La figure 3 de la planche II met nettement en évidence la disposition spéciale sous laquelle se présentent les capsules surrénales chez le Marabout (*Leptotilus argala*, L.); vues de face, elles affectent l'aspect de grosses masses aplaties s'élargissant au contact de la veine cave, qu'elles embrassent étroitement; leurs rapports rappellent d'assez près ceux signalés dans les autres groupes pour qu'il soit inutile d'insister davantage; on voit l'ovaire (*ov*) venir s'étaler sur la face ventrale de la capsule; à la surface de celle-ci prend naissance la veine capsulaire (*vca*) formée par la réunion d'un grand nombre de branches.

L'exemplaire que j'ai eu l'occasion de disséquer présentait une anomalie intéressante : les deux capsules étaient soudées l'une à l'autre par leurs parties dorsales. Vraisemblablement, il s'agissait bien dans ce cas d'une monstruosité et non d'une disposition caractéristique du groupe. Stannius a d'ailleurs signalé un cas semblable : « Il est très rare, dit cet auteur, et cela n'a lieu sans aucun doute qu'à titre d'exceptions individuelles, que les deux capsules soient confondues en une seule [1]. » De même Nitsch [2] les a observées soudées l'une à l'autre chez un Falco palumbarius mâle. Owen enfin fait probablement allusion à des dispositions analogues lorsqu'il dit que les glandes surrénales « are sometimes confluent [3] ».

IX. — Palmipèdes.

Dans cet ordre, il n'y a guère à signaler que l'aplatissement très accusé des capsules; chez les Canards (Canard de Barbarie, Canard casarca) les glandes surrénales sont constituées par des sortes de masses lentilliformes dont la face dorsale présenterait une crête correspondant à l'espace libre qui existe entre l'artère aorte et la veine cave; cet aspect spécial est peut-être encore plus exagéré chez le Sphénisque du Cap (*S. Demersus*, L.).

1. Siebold et Stannius, p. 303.
2. Cité d'après Stannius.
3. Owen, p. 229.

Au point de vue de la circulation et de l'innervation, les capsules de tous les Oiseaux présentent une si grande analogie qu'il est inutile de traiter cette question groupe par groupe.

Comme chez les Mammifères, les capsules sont très largement vascularisées. En effet, malgré leur faible volume, elles possèdent généralement deux paires d'artères capsulaires. La première paire émane de l'artère aorte un peu en avant de l'extrémité antérieure de la capsule et se distribue presque exclusivement dans cette dernière; la seconde naît du même tronc au niveau du bord postérieur de la capsule; elle envoie en outre quelques rameaux au rein.

Chez tous les Oiseaux, il existe au moins une veine capsulaire efférente par organe; en général, à côté d'une veine capsulaire telle que celles (*vca*) figurées aux numéros 1, 2, 3, 7 de la planche II, on constate en outre de nombreux petits vaisseaux accessoires. Ainsi qu'on en peut juger d'après les figures sus-indiquées, c'est à gauche que la veine capsulaire acquiert son plus grand développement; de l'autre côté, la veine capsulaire est toujours beaucoup plus petite et même il n'est pas rare qu'elle n'ait pas d'existence propre (Autruche) : les veinules se déversent directement dans la veine cave au point où celle-ci est en contact avec la capsule.

Enfin il est une disposition remarquable que Gratiolet a indiquée en 1853 chez les Oiseaux : « Nous y avons, en effet, dit ce savant, constaté l'existence d'une veine afférente au côté externe des corps surrénaux que leurs veines (efférentes) rattachent au tronc de la veine cave. Cette veine afférente reçoit plusieurs veinules de l'avant-dernier espace intercostal. Je l'ai observé sur le coq domestique, dans le canard, dans un cariama et dans un rhyncote femelle. Je ne doute point, à cause de l'homogénéité singulière de ce type, que cette disposition existe dans tous les ordres d'Oiseaux [1] »; pour ma part, j'ai pu vérifier la légitimité des vues émises [2] par Gratiolet.

D'une façon générale on peut décrire la circulation porte-surrénale des Oiseaux de la façon suivante : la veine porte des capsules est constituée par un vaisseau doué d'une existence propre, dû à la réunion d'une veine intercostale et d'une branche veineuse ramenant le sang du sinus neural par le trou de conjugaison de l'avant-dernier espace intercostal (dans lequel sont compris les deux vais-

1. Gratiolet (2), p. 387.

2. Cette observation semble avoir passé inaperçue; aucun des grands traités d'Anatomie comparée (Milne-Edwards, Owen, Wiedersheim, etc.) n'y font allusion.

seaux en question). Ce tronc veineux se répand à l'intérieur de l'organe après avoir dessiné de fines arborisations à la surface. Le fait que le sang veineux ramené par le tronc en question passe à l'intérieur de la capsule par un second réseau capillaire justifie pleinement l'épithète de système porte.

Chez le Dindon représenté figure 1, planche II, on voit le tronc de veine porte (*v. p. s.*) formé par la réunion de quatre branches : 2 représente le rameau qui ramène le sang du sinus neural et 3 la veine intercostale qui draine l'avant-dernier espace; cette dernière, après avoir suivi pendant quelque temps un trajet parallèle à la côte et au nerf correspondant, s'enfonce ensuite dans les tissus, et on peut la suivre jusque dans les parties dorsales. En outre, ce système porte reçoit du sang amené par deux autres veines : le rameau 3 draine le dernier espace intercostal; quant au rameau 4, il draine les deuxième et troisième avant-derniers espaces intercostaux.

En réalité, il est rare que le système porte soit limité à un seul espace intercostal, à une seule origine porte; en outre des deux rameaux fondamentaux, il est de règle que d'autres régions concourent à alimenter ce système : chez le Corbeau, par exemple, les trois derniers espaces intercostaux fournissent également du sang à la veine porte.

Comme je l'ai indiqué plus haut, ces dispositions se retrouvent tout au moins dans ce qu'elles ont d'essentiel chez tous les Oiseaux. Dans certains cas (animaux de grande taille) ce système atteint un grand développement : chez une autruche adulte représentée figure 4, planche II, la veine porte (*v. p. s.*) avait un diamètre d'environ 2 millimètres.

L'innervation des capsules n'est pas moins remarquable par sa richesse; on peut dire d'une façon générale que tous les ganglions sympathiques situés au delà du nerf grand splanchnique y prennent part. Tous ces éléments concourent à la formation d'un plexus important en rapport étroit avec la glande surrénale. Tantôt ce plexus a une forme globuleuse comme chez le Faucon (fig. 5, pl. II), tantôt aussi il est étiré comme chez le canard (fig. 6, pl. II); dans tous les cas il est formé par le nerf petit splanchnique (*n. p. s.*) et par les derniers ganglions sympathiques thoraciques; en outre il est en rapport par une branche commissurale (a) avec le nerf grand splanchnique. Toutefois remarquons que ce plexus est étroitement relié par de nombreuses anastomoses (a_1, a_2, a_3) au plexus génital.

Enfin, en terminant, rappelons que chez tous les Oiseaux sans exception les capsules présentent une coloration jaune d'ocre assez vive qui est caractéristique.

Résumé.

Les capsules surrénales affectent chez les Oiseaux une grande uniformité de structure, qui est d'ailleurs en rapport avec la profonde homogénéité de cette classe.

Ces organes sont représentés par deux masses vivement teintées en jaune ocre, situées de part et d'autre de la veine cave. La capsule gauche est constituée par une masse plus ou moins lenticulaire dont la face interne est excavée en gouttière de façon à s'appliquer exactement sur la veine cave et parfois aussi sur l'artère aorte. La capsule droite a la forme d'une pyramide triangulaire également excavée au voisinage de l'aorte; mais elle affecte des rapports plus intimes encore avec la veine cave, à la paroi dorso-latérale de laquelle sa base est accolée. Les deux organes sont dans le voisinage du sommet du rein correspondant.

En somme, ce ne sont là que des dispositions analogues à celles qu'on constate chez les Mammifères; toutefois il convient de signaler l'intimité plus grande des rapports que ces organes contractent chez les Oiseaux avec les gros troncs vasculaires de l'abdomen.

D'ailleurs, certaines connexions sont absolument nouvelles. En effet, dans la classe des Oiseaux, les capsules surrénales sont en contact avec les glandes génitales; ce rapport, plus ou moins intime, plus ou moins constant [1] à droite, existe invariablement à gauche; chez le mâle comme chez la femelle (à l'état adulte) la glande génitale recouvre une partie de la capsule gauche. Ce sont là des dispositions fondamentales qu'on doit considérer comme les derniers vestiges de l'origine embryologique de ces organes.

La vascularisation est largement assurée par deux paires d'artères nées directement de l'aorte; le retour du sang s'effectue par un nombre variable de veines capsulaires. En outre les capsules surrénales possèdent une circulation porte. La veine porte surrénale est constituée de chaque côté par un vaisseau important dû à la réunion d'un nombre variable d'*origines porte* : chacune de celles-ci est formée par une veine intercostale et par une branche ramenant le

1. Suivant le sexe envisagé.

sang du sinus neural; ce vaisseau vient se distribuer dans la capsule après avoir dessiné à la surface de celle-ci de fines arborisations. Le système porte est le plus souvent limité à l'avant-dernier espace intercostal; néanmoins, dans certains cas, il peut comprendre deux ou trois origines porte.

L'innervation des capsules est remarquable par sa richesse; ces organes sont accolés à un ganglion volumineux, intimement uni au plexus génital et en relation avec les nerfs grand et petit splanchniques et les derniers ganglions abdominaux.

En résumé, les capsules surrénales des Oiseaux se distinguent des mêmes organes des Mammifères par leurs rapports plus intimes avec les gros troncs vasculaires abdominaux et les glandes génitales ainsi que par le développement du système porte surrénal; d'autre part, par ces mêmes caractères, les Oiseaux se rattachent étroitement aux Reptiles, chez lesquels ces dispositions sont encore plus accusées.

REPTILES

Les capsules surrénales des Reptiles ont été découvertes par Perrault. Favorisé par de volumineux spécimens, cet auteur put décrire celles-ci chez quelques Tortues terrestres et chez les Lacertiens (Chamæleon, Tupinambis). Meckel ne put retrouver les capsules des Tortues; en revanche, il les signala chez les Crocodiles. Cuvier, dans ses *Leçons d'anatomie comparée*, se borna à résumer très brièvement les résultats des précédents auteurs.

Avec Retzius, la question fait de sensibles progrès; ce savant décrit ces organes chez les Ophidiens (Python bivittulus, Vipera berus, Coluber berus, Coluber natrix, etc.). Nagel, de son côté, indique leur présence chez quelques Sauriens et chez quelques Crocodiliens.

En 1846, Ecker donne une vue d'ensemble de ces organes, les décrit chez un grand nombre d'espèces, et enfin étudie soigneusement le système porte surrénal que Rahtke avait déjà entrevu et que Gratiolet devait retrouver d'une façon indépendante quelques années plus tard.

Dans le *Manuel d'anatomie comparée*, Stannius se borne aux indications suivantes : chez les Ophidiens, « ce sont des corpuscules grêles, jaunes d'ocre, situés à côté des veines rénales efférentes ou

de l'aorte. Chez les Sauriens, elles sont situées à côté du canal déférent[1]. » Il ne parle pas des Crocodiliens et conclut que « les capsules surrénales paraissent exister chez la plupart et peut-être chez la totalité des Reptiles[2] ». Quant aux Chéloniens, Stannius reproduit une description inexacte de Bojanus.

I. — Chéloniens.

Dans la classe des Reptiles, l'ordre des Chéloniens constitue, relativement à la morphologie et aux connexions des capsules, un type aberrant qu'il est impossible au premier abord de rattacher aux autres représentants du groupe. Il est d'ailleurs intéressant de remarquer que les Chéloniens, qui sont en général considérés comme les plus proches voisins des Oiseaux, présentent, au point de vue spécial qui nous occupe, des dispositions ne rappelant en rien les caractères aviens.

C'est là ce qui, vraisemblablement, explique les difficultés auxquelles se sont heurtés les premiers observateurs qui ont recherché ces glandes chez les Tortues. Meckel, dont cependant l'habileté ne peut être suspectée, dit avoir échoué à plusieurs reprises : « Bei mehrern Schildkroten, welche ich, in dieser Hinsicht, untersucht habe, konnte ich nichts den Nebennieren ähnliches entdecken. » Et, ce qui est plus extraordinaire, il connaissait les descriptions, sommaires à la vérité, de Perrault. Hunter avait également décrit ces organes, mais il est assez malaisé de savoir ce que cet auteur veut désigner[3]; il en est de même de Bojanus, pour qui les capsules surrénales d'Emys europæa sont représentées par deux corps allongés, situés au bord interne des reins. Cuvier se borne à ces quelques mots : les reins succenturiés des Chéloniens « tiennent aux veines émulgentes[4] ». Enfin, Nagel reconnaît un des premiers les véritables capsules; il décrit ces organes chez l'Emys europæa mâle, comme des corps jaunâtres situés entre le testicule et le rein; mais c'est à Ecker qu'on doit d'avoir définitivement démontré la légitimité de l'assimilation faite par Nagel.

Chez la Tortue commune (*Testudo mauritanica*, Nob.), les capsules surrénales (Pl. II, fig. 8) présentent, des deux côtés, au moins

1. Siebold et Stannius, p. 264.
2. *Loc. cit.*, p. 264. — Par Reptiles, Stannius entend les Reptiles et les Batraciens.
3. Owen, t. II, p. 544.
4. Cuvier, t. VII, p. 606.

dans leurs traits essentiels, les mêmes dispositions; ce sont des amas d'une substance d'aspect mousseux, pancréatiforme, colorée en jaune vif et répartie en petits îlots irréguliers. La forme de ces derniers, de même que leur position, est extrêmement variable chez les différents représentants d'une même espèce; néanmoins, les capsules ont des rapports absolument fixes; elles sont invariablement unies aux veines rénales efférentes aux points où celles-ci émergent du rein (face ventrale); elles s'étalent sur la paroi de ces vaisseaux, qu'elles enserrent comme des manchons; parfois, et cette disposition est surtout accusée chez les femelles, elles s'étendent un peu sur les veines des organes génitaux. Mais, dans les deux sexes, la glande génitale est en rapport intime avec les capsules. Aussi, pour mettre ces organes en évidence chez la tortue mauritanique (Pl. II, fig. 8), a-t-on dû supprimer les ovaires [1], qui les masquaient presque complètement; sur cette figure, on se rend compte, en outre, de l'asymétrie prononcée des deux capsules. A gauche on compte quatre masses; à droite leur nombre s'abaisse à trois.

Néanmoins un fait est constant : chez tous les exemplaires de Testudo mauritanica et de Testudo græca que j'ai disséqués les capsules sont en contact avec les glandes génitales; aussi est-il fort malaisé de savoir ce qu'ont voulu désigner les anciens auteurs, tels que Bojanus et Stannius, qui ont décrit sous le nom de capsules surrénales des corps situés au bord interne du rein et dépourvus de rapports avec la veine cave et les organes génitaux.

Chez les Emys, les glandes surrénales semblent affecter une symétrie et une concentration plus accusées; elles sont constituées, de chaque côté, par une masse d'aspect plus compact mesurant, sur des exemplaires adultes, 5-6 mm. de longueur sur 2-3 mm. de largeur; elles gisent comme chez la Tortue mauritanique dans la première moitié (antérieure) de la face ventrale du rein; leurs rapports sont encore les mêmes que chez le type précédent.

Les particularités précédentes sont encore plus accentuées chez quelques autres espèces; chez *Testudo sulcata*, Miller, les capsules présentent des dimensions relativement considérables, ainsi qu'on en peut juger d'après la figure 1, pl. III. Sur cet animal, la glande gauche comprenait deux masses fort inégales, irrégulièrement mamelonnées, offrant toujours le même aspect moussu. La plus

1. Il aurait fallu également chez le mâle supprimer les testicules.

grosse formait une sorte de boudin incurvé, étroitement accolé à la veine rénale; sa surface libre était parcourue par de nombreuses veines capsulaires. Cet organe mesurait 4 c. de longueur sur 0 c. 5 à 1 cc. de largeur [1]; l'autre, sensiblement plus petite, se réduisait à une petite masse globuleuse dont le diamètre ne dépassait pas 12 mm.

A gauche, la capsule formait une masse unique, piriforme, volumineuse et mesurant 30 mm. de longueur sur une largeur moyenne de 8 mm.; mais en outre, il existait une petite capsule surrénale (*c. s.* a_1) logée dans l'angle des deux branches de la veine rénale et distante de plusieurs millimètres du rein : il s'agissait vraisemblablement là d'une capsule surrénale accessoire, entraînée par la veine cave au cours du développement en dehors de son territoire normal.

Au point de vue de la coloration et des rapports des capsules avec les glandes génitales, il n'y aurait qu'à répéter ce qui a été dit à propos des types précédents. Toutefois, notons l'extension des variations individuelles; celles-ci, en effet, sont assez considérables pour que chez deux exemplaires d'une même espèce les différences puissent porter à la fois sur le nombre, le volume et la répartition des masses surrénales.

Comme nous le verrons plus loin, les Chéloniens, au point de vue qui nous occupe, forment un groupe spécial; au contraire, chez les Crocodiliens, les Sauriens et les Ophidiens, les capsules présentent des caractères très voisins de ceux qu'on constate chez les Oiseaux.

II. — Crocodiliens.

Chez le Crocodile, Perrault ne put trouver d'organe assimilable aux glandes surrénales; Meckel ne fut d'ailleurs pas plus heureux. Ce n'est qu'en 1836 que Nagel crut trouver des capsules au voisinage du testicule chez l'Alligator lucius.

Chez le *Jacaretinga sclerops*, Schn. (Pl. II, fig. 9), les capsules sont représentées par deux masses fusiformes accolées à la veine cave et situées à peu près à la même hauteur [2].

La capsule surrénale gauche a la forme d'un boudin allongé

1. Les dimensions du rein étaient les suivantes : longueur 8 c., largeur 7 c.

2. La différence de niveau des deux capsules correspond à celle qu'on constate dans la position des deux reins.

mesurant, sur un individu de moyenne taille (90 c.), 2 c. 5 de longueur sur 7 mm. de largeur; elle est légèrement recourbée en S. Elle est en contact avec le rein par la portion externe de son tiers inférieur, et avec la veine cave par les deux tiers de sa face interne; seule l'extrémité antérieure est libre.

La glande droite est plus effilée et un peu plus longue; c'est une sorte de fuseau aminci à ses deux extrémités, surtout à son extrémité antérieure; dans toute sa longueur, elle est étroitement appliquée sur la portion dorso-externe de la veine cave; il en résulte que, quand on ouvre la cavité abdominale d'un de ces animaux, seule la capsule gauche est bien visible; de la glande droite on n'aperçoit que le bord externe; encore convient-il de remarquer que les glandes génitales (ovaire ou testicules) sont accolées à la face ventrale de ces organes et masquent ceux-ci en grande partie, comme chez les Chéloniens. Sur la figure 9 (pl. II), les organes génitaux ont été supprimés afin de pouvoir représenter plus nettement la vascularisation. On pourra d'ailleurs se rendre compte de l'intimité des rapports qu'affectent les capsules vis-à-vis des organes génitaux sur la figure 2 (pl. III), empruntée à un Alligator (*Alligator lucius*) mâle : la glande surrénale (*c. s. d.*) est accolée au testicule qui recouvre, en outre, une partie de sa face ventrale; chez la femelle, on retrouve les mêmes rapports. Ces glandes sont largement vascularisées; elles ne possèdent pas moins de trois paires d'artères ($a.c_1$, $a.c_2$, $a.c_3$), qui leur sont presque exclusivement affectées. Celles-ci se dirigent directement vers la glande, sans se ramifier; parvenues à une faible distance de l'organe, elles se divisent en deux ou trois branches qui serpentent plus ou moins longtemps à la surface du parenchyme surrénal. La figure 9 (pl. II) me dispense de décrire plus en détail la façon dont elles se distribuent.

Les veines capsulaires sont inégalement développées; seule la capsule gauche possède une véritable veine capsulaire (*v. c. a*); celle-ci forme un vaisseau saillant dessinant une crête sur les deux tiers antérieurs de la face interne de l'organe; elle reçoit un certain nombre de petites branches provenant des faces dorsales et ventrales, et se jette finalement dans la veine cave. A droite, où la capsule est dans toute son étendue dans le voisinage immédiat de la veine cave, il n'existe pas de veine capsulaire proprement dite; le sang est simplement ramené à la veine cave par une série de

petits vaisseaux (*v. c. a*) disposés perpendiculairement à l'axe de la capsule.

J'ai vérifié histologiquement la nature de ces corps vivement teintés en jaune; ce sont, sans aucun doute, des capsules surrénales [1]. Aussi doit-on admettre avec Owen que la description donnée par Hunter de deux corps oblongs épars sur les testicules et sur le rein, et atteignant l'anus, ne s'applique pas à des glandes surrénales véritables, mais plutôt à quelques débris du rein primitif.

III. — Sauriens.

Les Sauriens présentent d'étroites ressemblances avec les Crocodiliens.

Chez le Varan (*Varanus salvator*, Cantor), les capsules (Pl. II, fig. 10) sont encore situées à peu près symétriquement; elles sont aussi compactes que chez le Crocodile et leurs dimensions sont encore assez considérables [2]. Leurs rapports anatomiques sont toujours les mêmes; je n'insisterai que sur le point suivant : invariablement la capsule est située au même niveau que la glande génitale (ovaire ou testicule) correspondante : c'est là une relation absolument constante dans la classe des Reptiles et qui est surtout manifeste chez les Ophidiens.

Toutefois, signalons une différence assez importante, distinctive des Sauriens et des Crocodiliens, différence qui d'ailleurs est en rapport avec une disposition spéciale des vaisseaux rénaux efférents. Chez les Sauriens, en effet, les veines rénales jouissent, sur un assez long trajet, d'une existence propre, et ne se confondent, à l'inverse de ce qui se passe chez les Crocodiliens, qu'à une distance relativement considérable avec le tronc unique de la veine cave (voir fig. 9, pl. II, et fig. 3, pl. III).

Il résulte de ces faits que les capsules des Sauriens (fig. 3, pl. III) sont en contact non plus avec la veine cave, mais avec la veine rénale correspondante : tel est, par exemple, le cas du Varan, chez lequel les glandes surrénales sont disposées symétriquement de part et d'autre du tronc rénal efférent. Chez ces Reptiles, ces organes affectent la forme de deux fuseaux analogues à ceux de l'Alligator, dont presque toute la portion interne est accolée à la veine rénale;

1. Voir en outre le mémoire de Braun.
2. Sur un exemplaire adulte elles mesuraient 5 c. de long sur 1 c. d'épaisseur.

par contre, un intervalle assez considérable (3-4 c.) sépare la capsule du rein.

L'aorte émet pour chaque capsule une artère volumineuse (*ac.*) qui se comporte de la façon que j'ai décrite à propos du Jacaretinga; la branche du milieu s'enfonce rapidement dans la glande; les deux autres se continuent au delà des limites de celle-ci.

On constate des dispositions assez semblables chez la Sauvegarde (*Monitor niloticus*, Hassl.) (pl. II, fig. 3); cependant quelques particularités sont à noter : la capsule gauche est claviforme [1] et seule sa partie postérieure est au contact de la veine rénale. Quant à la capsule droite elle est plus massive et est située un peu en avant de sa congénère; elle est accolée à la fois à la veine rénale et au tronc de la veine cave. Mais toutes deux sont encore étroitement appliquées sur les organes génitaux (testicule *t*, et canal déférent *c.d*).

Les artères capsulaires sont au nombre de trois ($a.c_1$, $a.c_2$; la seconde est masquée par la veine cave) paires symétriques provenant directement de l'aorte; elles vascularisent en même temps le testicule.

Les veines capsulaires, peu volumineuses, sont en revanche assez nombreuses; ce sont des branches qui ramènent à la fois le sang du testicule et de la capsule.

On retrouve les mêmes caractères chez les Lacertiens (*Lacerta muralis*, L.), dont les capsules sont représentées par de petits corps arrondis, mesurant quelques millimètres de diamètre et tranchant par leur coloration jaune sur le fond noir du péritoine.

OPHIDIENS.

L'examen des Ophidiens est particulièrement instructif; par suite de l'allongement démesuré du corps, les glandes génitales se sont déplacées : fait remarquable et qui montre bien l'importance des connexions signalées plus haut, les capsules ont suivi celles-ci dans leur mouvement.

Bien que ces faits aient un retentissement profond sur les glandes surrénales, cependant les différences qu'on observe dans ce groupe n'affectent guère que la forme de ces organes; les connexions fondamentales subsistent intactes.

Chez un Spilote (fig. 4, pl. III) mesurant environ 2 mètres, les

1. Sur un exemplaire adulte elle mesurait 30 mm. × 8 mm.

capsules sont constituées par des tractus de couleur jaune, très effilés en arrière, légèrement renflés en avant et présentant sensiblement à droite et à gauche les mêmes dimensions (longueur 6 c.; épaisseur 2 à 3 mm.); l'extrémité postérieure de ces organes est séparée du rein correspondant par un intervalle considérable (7 c. environ) [1]. Aucune des deux capsules n'est intimement accolée à la veine cave; toutes deux en sont séparées par un intervalle de quelques millim., mais elles sont reliées à ce vaisseau par un grand nombre de veines capsulaires (*v. c. a*) (près d'une dizaine par glande).

La glande gauche est dirigée parallèlement au grand axe du corps; elle est située à peu près à la hauteur du point où les veines rénales se réunissent pour former la veine cave; la glande droite affecte des rapports analogues vis-à-vis du tronc de la veine cave, mais elle est située beaucoup plus antérieurement. Le nombre des artères capsulaires ($a.c_1$, $a.c_2$) semble être variable (3 à droite, 2 à gauche) suivant le côté envisagé; ces vaisseaux, au moment où ils abordent la glande, se divisent en deux ou trois branches qui serpentent le long de cette dernière; en outre ils fournissent du sang aux glandes génitales, dont les rapports sont ceux déjà signalés.

Le sang veineux est ramené par une série de veines capsulaires (*v. c. a*) dessinant une sorte d'échelle dont les montants seraient constitués par le tronc de la veine cave et par la glande surrénale.

Le Python (*P. Sebai*, Gray) présente des dispositions quelque peu différentes; la capsule droite est accolée dans la totalité de son étendue à la face dorsale de la veine cave de telle sorte que sur une vue ventrale telle que celle qui est représentée au n° 6 de la planche III, on ne peut apercevoir que le bord interne; à gauche, les connexions avec la veine cave sont beaucoup moins intimes; seule la moitié postérieure est en rapport avec ce vaisseau. Sur les gros exemplaires, les capsules sont représentées par des masses vivement teintées en jaune pouvant atteindre un assez gros volume [2];

1. L'extrémité antérieure du rein droit est distante de 6 centimètres environ du point d'union des deux veines rénales.

2. Sur un Python de Seba mesurant 2,50 m. de long nous avons relevé les chiffres suivants :

Longueur de la capsule droite : 8 centimètres;
— — gauche : 4 —
Épaisseur des deux glandes : 0 c. 50.

Distance du sommet antérieur du rein gauche au point de bifurcation de la veine cave : 20 c.

Distance de l'extrémité postérieure de la capsule surrénale droite au point de ifurcation de la veine cave : 9 c.

sur un individu de 4 mètres de long, la capsule gauche mesurait 84 millimètres.

Les artères sont au nombre de deux pour chaque organe. Quant aux veines capsulaires, elles sont représentées par une série de petites branches qui se fusionnent rapidement en rameaux se déversant dans la veine cave; elles sont représentées en *v. c. a*.

La figure 5 de la planche III représente, vues par la face ventrale, les capsules de la Couleuvre à collier (*Tropidonotus natrix*, Gesn.); elle est destinée surtout à mettre en évidence les rapports des glandes surrénales avec les organes génitaux. La capsule gauche, constituée par un mince tractus, est attachée par son extrémité postérieure à la veine rénale; en outre elle est en rapport avec l'ovaire (*ov*) et le ligament (*m*) de l'oviducte (*o*); le sang amené par les deux artères capsulaires ($a.c_1$ et $a.c_2$) est reversé dans la veine cave par plusieurs (environ 4) veines capsulaires (*v. c. a*). A droite la capsule est dans toute son étendue en rapport avec la veine cave [1], l'ovaire et le ligament de l'oviducte; elle possède deux artères; les veines capsulaires, par suite de la proximité de la veine cave, sont très courtes.

Veine porte surrénale. — Le système porte surrénal, découvert chez les Oiseaux par Gratiolet, atteint un développement considérable dans la classe des Reptiles. Ecker l'a décrit en 1846 avec précision chez la Couleuvre à collier, mais il croyait que c'était une disposition spéciale aux Ophidiens : « Eigenthumliche ist bei den Ophidien die Anordnung des Gefæssystems dieser Organe; sie besitzen nämlich sowohl als abfuehrende Venen, also gleichsam ein Pfortadersystem [2]. » Quelques années après (1853), Gratiolet retrouvait ce système d'une façon indépendante chez divers Ophidiens et insistait sur son importance physiologique : « Dans les serpents au moins (Pythons, Boas, Couleuvre), dit l'ancien professeur de la Sorbonne, tout le sang des parties situées en arrière du cœur traverse avant d'arriver à cet organe l'un des trois filtres suivants : le rein, le foie, la glande surrénale; ainsi aux deux veines porte déjà indiquées nous devons en ajouter une troisième, la veine porte des capsules surrénales [3]. »

C'est là, en effet, une disposition importante, qui n'est d'ailleurs

1. Sur le dessin n° 5, pl. II, l'extrémité postérieure de la capsule a été écartée de la veine cave afin de pouvoir figurer la deuxième artère capsulaire (*a. c.* 2).
2. Ecker (1), p. 26.
3. Gratiolet (2), p. 60, 2e colonne.

pas spéciale aux Ophidiens [1]; elle existe en effet dans les autres ordres de la classe des Reptiles.

Chez ces animaux, le système porte surrénal est construit sur le plan de celui des Oiseaux, mais dans la classe des Reptiles il acquiert une très grande importance.

C'est chez les Crocodiliens que la circulation porte surrénale présente surtout de grandes analogies avec celle des Oiseaux; on peut s'en convaincre en jetant les regards sur la figure 2, pl. III, empruntée à un Caïman à museau de brochet; la veine porte consiste en un tronc assez volumineux prenant naissance dans le sinus neural et sortant du canal rachidien par le trou de conjugaison des troisième et quatrième avant-dernières vertèbres: en ce point il reçoit en outre quelques rameaux intercostaux. A partir de ce point, ce vaisseau monte verticalement à la rencontre de la glande surrénale et s'y capillarise après avoir décrit des arborisations compliquées à la face dorsale de cette dernière. Jusqu'à présent, ce ne sont là que des dispositions très comparables à celles signalées chez les Oiseaux. Mais ici le système se complique du fait suivant : la capsule reçoit en outre des rameaux veineux (*v.p.t*) provenant de la glande génitale (dans le cas présent, du testicule). Chez le Jacaretinga, on retrouve les mêmes dispositions : on voit sur la figure 9, pl. II, les veines portes surrénales (*v. p. s.*) sectionnées se ramifier abondamment à la surface dorsale de la glande avant de pénétrer dans la profondeur.

Chez les Sauriens, ce système est encore plus développé; le Varan [2] mérite à ce point de vue une mention spéciale. Son système porte (fig. 10, pl. II) comprend deux groupes de vaisseaux : 1° deux troncs importants ($v.\ p.\ s_1$ et $v.\ p.\ s_2$) ramènent le sang des régions comprises entre les quatrième et huitième avant-dernières côtes; le rameau postérieur ($v.\ p.\ s_1$) est dû à la réunion d'une branche assez volumineuse provenant du sinus neural et de plusieurs autres petites branches correspondant à la veine intercostale. Pour les trois espaces intercostaux antérieurs, cette disposition typique est masquée par le

1. Owen, t. I, p. 544, dit bien qu'une partie du sang du sinus neural passe par les capsules surrénales avant d'arriver dans la veine cave; mais il ne semble pas soupçonner l'existence d'un véritable système porte; en tout cas il ne prononce pas le mot et limite ses observations à l'Orvet.

2. Je dois cette intéressante pièce à l'amabilité du Dr Gervais; c'est pour moi une agréable occasion d'adresser à ce savant l'expression de ma vive gratitude pour toutes les facilités de travail dont je lui suis redevable.

fait suivant : les origines portes de ces espaces, au lieu de se déverser isolément dans la capsule, se réunissent toutes dans un même vaisseau (*v. p.* s_2) ; néanmoins à chaque vertèbre correspond un vaisseau ramenant le sang du sinus neural et des branches, jouant le rôle de veine intercostale ; en outre, plusieurs rameaux (*v.p.* s_1) compris dans le ligament de l'oviducte, ramènent le sang des organes génitaux. Signalons de plus une branche qui draine (*v. p.* s_3) l'atmosphère périrénale.

L'ensemble de ces vaisseaux se termine à la surface de la glande surrénale, comme il est indiqué sur la figure 10, pl. II.

Enfin j'ai retrouvé chez le Python de Seba des dispositions analogues à celles décrites par Ecker chez la Couleuvre à collier ; chez les Ophidiens le système porte affecte une disposition segmentaire bien nette ainsi que le montre la figure 6, pl. III ; en outre son développement est considérable.

Chez l'animal en question, une vingtaine d'espaces intercostaux fournissent du sang déjà réduit à la capsule ; parmi ceux-ci une quinzaine présentent une origine porte complète ; les autres sont drainés par une simple branche dépourvue de communication avec le sinus neural.

Toutefois remarquons que la disposition segmentaire de ce système est rendue un peu moins manifeste par le fait que les branches veineuses qui ramènent le sang déjà réduit à la capsule sont en nombre beaucoup plus faible que les origines portes ; on compte cinq de ces vaisseaux à droite et trois seulement à gauche.

Toutes ces veines se réunissent les unes avec les autres (voy. en particulier la figure 4, pl. III, empruntée au Spilote) et forment un vaisseau onduleux faisant saillie sur le côté de la glande, duquel émanent les branches qui vont se distribuer dans le parenchyme surrénal. Chez plusieurs autres Ophidiens (Couleuvre à collier en particulier), la constitution de ce système est sensiblement la même.

Ce système porte fait défaut, anatomiquement parlant, chez les Chéloniens ; mais la possibilité d'injecter la capsule par la veine rénale montre que du sang déjà réduit est néanmoins déversé dans cette glande ; par conséquent il semble rationnel d'admettre au point de vue physiologique tout au moins l'existence d'une circulation porte surrénale.

Ici encore le système sympathique affecte des rapports multiples

avec les capsules; celles-ci sont innervées par un grand nombre de minces filets nerveux émanés des ganglions sympathiques; chez l'Alligator lucius (fig. 2, pl. III) on voit les rameaux provenant des ganglions correspondant aux cinquième, quatrième et troisième avant-dernières vertèbres couvrir d'un véritable lacis la glande surrénale. Parmi ces nerfs, les uns proviennent directement des ganglions, les autres au contraire des portions de la chaîne intermédiaire à ces derniers; un certain nombre de ces filets sont communs à la capsule et à la glande génitale.

Résumé.

Au point de vue de la morphologie des capsules surrénales, les Reptiles se rattachent étroitement aux Oiseaux, avec lesquels ils présentent d'ailleurs tant d'autres traits communs d'organisation. Toutefois il faut remarquer que les Chéloniens, qu'on s'accorde en général à considérer comme les plus proches voisins des Oiseaux, offrent au point de vue spécial qui nous occupe des dispositions particulières, ne rappelant en rien les caractères aviens. Chez les Crocodiliens, au contraire, les capsules surrénales affectent une forme et des rapports analogues à ceux qu'on observe chez les Oiseaux; elles sont, en effet, représentées chez les premiers (*Jacaretinga*, *Alligator*) par des masses fusiformes, allongées, accolées plus ou moins étroitement à la veine cave et en rapport immédiat avec les organes génitaux mâle ou femelle. La vascularisation des capsules est remarquablement développée; elle est assurée par deux ou trois paires d'artères nées directement de l'aorte; le retour du sang dans la veine cave est assuré par un nombre variable de petites veines capsulaires en général assez courtes.

Les dispositions que nous venons de décrire se retrouvent, tout au moins dans ce qu'elles ont d'essentiel, chez les Sauriens et chez les Ophidiens. Les Sauriens notamment présentent d'étroites analogies avec les Crocodiliens; il convient néanmoins de signaler une différence caractéristique des deux groupes en question au point de vue des connexions des capsules surrénales; cette différence est d'ailleurs en rapport avec une disposition spéciale des veines rénales efférentes. Chez les Sauriens, en effet, ces vaisseaux jouissent pendant un trajet assez long d'une existence propre et ne se confondent en un tronc unique qu'à une distance relativement considérable. Il résulte de ce fait que les capsules surrénales des Sauriens sont accolées non

plus à la veine cave, mais bien à la veine rénale efférente correspondante, en arrière du point de bifurcation du grand tronc veineux abdominal. Néanmoins, les autres rapports sont encore les mêmes; nous n'insisterons que sur les connexions étroites qui unissent les capsules surrénales aux organes génitaux mâle ou femelle : il s'agit là de connexions anatomiques fondamentales, qui sont en quelque sorte les témoins de l'origine embryologique de ces glandes. Dans le groupe tout entier des Sauriens on retrouve d'ailleurs des dispositions identiques.

Chez les Ophidiens, l'allongement démesuré du corps a un retentissement profond sur la forme de la capsule surrénale, aussi bien que sur celle des autres organes; dans ce groupe, les capsules surrénales présentent encore les mêmes caractères fondamentaux que chez les Crocodiliens et les Sauriens : elles ont suivi les glandes génitales dans leur mouvement et elles se sont étirées en de longs tractus accolés aux gros troncs veineux de l'abdomen; la capsule droite est en rapport avec la veine cave; la capsule gauche est en rapport avec la veine rénale efférente du côté correspondant. On est ainsi en présence de dispositions intermédiaires à celles qu'on observe chez les Sauriens et les Crocodiliens.

Les différences qu'on constate dans le groupe des Ophidiens au point de vue de la forme et des rapports des capsules sont en somme assez faibles : la description d'un type s'applique, dans ses traits essentiels tout au moins, aux autres représentants de l'ordre. Chez le *Python Sebai* (Gray), en particulier, la capsule droite est encore enveloppée dans le péritoine et accolée dans la totalité de son étendue à la portion dorsale de la veine cave; à gauche, la capsule présente des rapports analogues avec la veine rénale efférente correspondante; toutefois, cette dernière peut remonter plus ou moins en avant du point de bifurcation des deux veines rénales. Les deux capsules répondent de chaque côté à la glande génitale et sont sensiblement distantes du rein correspondant.

Chez les Chéloniens les capsules surrénales sont représentées par des masses pancréatiformes, appliquées à la face ventrale du rein, à la paroi des veines efférentes, qu'elles enserrent comme des manchons. Mais, ici encore, et je ne saurais trop insister sur ce point, la capsule surrénale présente les mêmes connexions fondamentales; elle est, en effet, en rapport immédiat avec la glande génitale et avec les origines de la veine cave; ce sont là des connexions onto-

génétiques d'une haute importance. Je serais ainsi tenté de considérer les rapports que ces glandes, chez les Tortues, contractent avec le rein comme des dispositions secondaires, dues au tassement que tous les organes ont subi pour se renfermer à l'intérieur de la carapace qui abrite l'animal.

Enfin les Reptiles présentent un système porte surrénal remarquablement développé. Cette circulation porte, qui comme chez les Oiseaux justifie pleinement son nom par le fait de l'interposition sur son parcours de deux systèmes capillaires, se compose d'un nombre variable d'*origines portes* comprenant chacune un rameau intercostal et une branche ramenant le sang du sinus neural en passant par le trou de conjugaison correspondant; en outre, la capsule reçoit du sang déjà réduit des glandes génitales et parfois même de l'atmosphère périrénale. Ce système porte se retrouve dans les autres groupes; signalons toutefois le développement et l'aspect segmentaire que ce système affecte chez les Ophidiens.

Explication des Planches VI et VII.

Planche VI.

Lettres communes à toutes les figures de la planche I.

c. s. d., capsule surrénale droite.
c. s. g., capsule surrénale gauche.
r. d., rein droit.
r. g., rein gauche.
a. o., aorte.
a. r., artères rénales.
a. c., artères capsulaires.
v. c., veine cave.
v. r., veines rénales.
v. c. a., veines capsulaires.
v. d., veine lombaire.

Fig. 1. — Capsules surrénales de *Mandrilla mormon*; la capsule droite est en partie masquée par le foie, *f*.

Fig. 2. — Capsules surrénales d'*Inuus ecaudatus*.

Fig. 3. — Capsules surrénales de *Macacus cynomolgus*.

Fig. 4. — Capsules surrénales de *Cynocephalus sphinx*. La veine cave et les veines rénales ont été supprimées afin de rendre visibles les artères capsulaires (*a. c.*).

Fig. 5. — Capsules surrénales de *Guenon de Mône*.

Fig. 6. — Capsule surrénale gauche de *Cercocebus collaris*. Le rein et la

capsule sont supposés relevés dans le plan sagittal de l'animal. *g. g.*, ganglions sympathiques. *g. s.*, ganglion semi-lunaire. *n. g. s.*, nerf grand splanchnique.

Fig. 7. — Capsule surrénale gauche de *Macacus sinicus*. La capsule surrénale et le rein (faces dorsales) sont relevés dans le plan sagittal de l'animal. *g. g.*, ganglions sympathiques; *g. s.*, ganglion semi-lunaire; *pl.*, branches innervant la capsule; *c*, branches réunissant le plexus surrénal au plexus rénal.

Fig. 8. — Capsules surrénales de *Lemur catta*.

Fig. 9. — Capsules surrénales d'*Erinaceus*. La veine cave a été supprimée de façon à rendre visible la capsule surrénale droite.

Fig. 10. — Capsules surrénales de *Felis leo* (jeune).

Fig. 11. — Capsules surrénales de *Chat*.

Fig. 12. — Capsules surrénales de *Callocephalus vittulina*.

Fig. 13. — Capsules surrénales du même, vues par la face dorsale.

Fig. 14. — Capsules surrénales de jeune *Cobaye*. *f*, foie. Comparer avec la figure 15.

Fig. 15. — Capsules surrénales de *Cobaye* adulte.

Fig. 16. — Capsules surrénales de *Lapin* et système sympathique. *n. g. s.*, nerf grand splanchnique; *n. p. s.*, nerf petit splanchnique; *p. s.*, plexus solaire; *p.*, filets sympathiques se rendant à la capsule; *c*, branches nerveuses commissurales entre le plexus surrénal et le plexus rénal. La veine cave a été supprimée.

Fig. 17. — Capsules surrénales d'*Ovis aries*.

Fig. 18. — Capsule surrénale droite de *Cervusaxis*, vue par la face dorsale, et système sympathique; la capsule est relevée dans le plan sagittal de l'animal. Mêmes lettres que fig. 17 et 18.

Fig. 19. — Capsules surrénales de *Grampus griseus*.

Fig. 20. — Capsules surrénales de *Delphinus delphis*. *a*, veines capsulaires.

Fig. 21. — Capsules surrénales de *Didelphis virginiania*.

Fig. 22. — Capsules surrénales de *Ornithorhynchus paradoxus*. *a. m.*, artère mésentérique.

Planche VII

Lettres communes à toutes les figures de la planche II.

c. s. d., capsule surrénale droite.
c. s. g., capsule surrénale gauche.
r. d., rein droit.
r. g., rein gauche.
a. o., aorte.
a. r., artères rénales.
ac_1, ac_2, ac_3, artères capsulaires.
a. m., artères mésentériques.
v. c., veine cave.
v. c. a., veine capsulaire.
v. r., veines rénales.
v. p. s., veine porte surrénale.

n. g. s., nerf grand splanchnique.
n. p. s., nerf petit splanchnique.
n. i. n., nerf intestinal.

Fig. 1. — Vue d'ensemble (de trois quarts) de la cavité abdominale du *Dindon* destinée à montrer les rapports généraux de la capsule surrénale gauche. Afin de rendre visibles certaines dispositions anatomiques, on a supprimé le tube digestif, le foie, les poumons et les glandes génitales (voy. fig. 2, 3, 7) : *n. i. n.*, nerf intestinal.

Fig. 2. — Capsules surrénales de *Falco fulvus* vues par la face ventrale; *t*, testicules.

Fig. 3. — Capsules surrénales de *Leptotilus argala*. *ov*, ovaire; *v*, veines rénales.

Fig. 4. — Capsules surrénales de *Struthio camelus*. La capsule surrénale droite est prise en écharpe par une volumineuse branche artérielle, *a*.

Fig. 5. — *Falco fulvus* ♂. Rapports de la capsule surrénale droite avec le système sympathique. *a*, commissure réunissant les nerfs grand et petit splanchniques; *pl*, plexus surrénal; *s*, rameaux émanés des ganglions sympathiques gg_1, gg_2, gg_3, gg_4, gg_5.

Fig. 6. — *Canard casarca* ♀. Rapports de la capsule surrénale avec le système sympathique; mêmes lettres que fig. 5. a_1, a_2, a_3, a_4, commissures nerveuses réunissant le plexus surrénal au plexus génital.

Fig. 7. — Capsules surrénales d'*Apteryx*. *t*, testicules.

Fig. 8. — Capsules surrénales de *Testudo mauritanica*, se présentant sous forme d'amas irréguliers à la face ventrale des reins; les glandes génitales ont été enlevées afin de rendre les capsules visibles; *o*, oviducte; *r. l. c.*, rectum coupé et rabattu.

Fig. 9. — Capsules surrénales de *Jacaretinga sclerops* vues par la face dorsale; les veines portes surrénales ont été sectionnées, *v, p, s*.

Fig. 10. — *Varanus salvator* ♀. Vue latérale de la capsule surrénale gauche relevée, avec le rein, dans le plan sagittal de l'animal. *m*, ligament reliant l'oviducte à l'ovaire et à la capsule. *v, p, s*, 1, et *v, p, s*, 2, veines portes surrénales ramenant le sang du sinus neural et des espaces intercostaux; *v, p*, s_3, veine porte surrénale ramenant le sang de l'atmosphère périrénale; *v, p*, s, 4, veine porte surrénale ramenant le sang des organes génitaux.

(A suivre.)

LES STIGMATES TÉRATOLOGIQUES

DE LA

DÉGÉNÉRESCENCE CHEZ LES SOURDS-MUETS

Par Ch. FÉRÉ

Médecin de Bicêtre.

J'ai à plusieurs reprises appelé l'attention sur les troubles de la motilité générale des muscles qui servent à l'articulation chez les sourds-muets. Les organes qui servent à l'articulation et à la phonation ne sont pas seulement défectueux au point de vue de ces fonctions spéciales; ils le sont encore au point de vue des autres fonctions auxquels ils concourent [1].

Ces troubles sont caractérisés par la faiblesse, la lenteur, le défaut de précision et aussi le défaut d'indépendance des mouvements. Ce dernier défaut est facile à constater pour la langue chez un grand nombre de sourds-muets non éduqués; ils sont incapables de faire des mouvements de propulsion ou de latéralité de la langue sans que le maxillaire exécute lui-même des mouvements de propulsion et de diduction [2].

Ces faits semblent bien indiquer que ce n'est pas seulement la fonction du langage qui est atteinte chez ces déshérités. Du reste les liens de famille qui les unisent aux névropathes et aux vésaniques, trahissent une déchéance congénitale. Mais la réalité de la dégénérescence, et j'entends par là la perte des qualités héréditaires qui ont déterminé et fixé les adaptations de la race, la dissolution de l'hérédité [3], paraissait devoir être mieux mise en évidence par la démonstration de la fréquence des malformations congénitales. La fréquence des anomalies chez les sourds-muets avait déjà été observée plus ou moins systématiquement par Broca,

1. Étude physiologique de quelques troubles d'articulation (*Nouv. iconographie de la Salpêtrière*, 1890, p. 168). — Note sur les troubles de la motilité des organes de la voix et de l'articulation chez les sourds-muets (*Revue neurologique*, 1893, p. 208).

2. Note sur le défaut d'indépendance des mouvements de la langue et sur la fréquence des stigmates physiques de dégénérescence chez les sourds-muets (*C. R. Soc. de biologie*, 1894, p. 132).

3. *La Famille névropathique, théorie tératologique de l'hérédité et de la prédisposition morbides et de la dégénérescence*, 1894, p. 242.

Lombroso, Cella, Bersengue, Riccardi, Albertotti, quand j'ai appelé l'attention de nouveau sur ces faits en proposant de faire des malformations une des bases de la sélection nécessaire au point de vue pédagogique [1]. J'avais fait remarquer que les stigmates de la dégénérescence font plus souvent défaut chez les sourds-muets non congénitaux. Mais cette fréquence des anomalies tératologiques chez les sourds-muets n'a pas été admise sans contestation : M. Coyne [2], en particulier, les nie purement et simplement. Cet auteur d'ailleurs m'attribue à tort, en me citant inexactement, l'opinion que les sourds-muets non congénitaux sont les plus marqués, et il avance, faute d'information, que j'observe dans un milieu spécialement dégénéré. Rossi, d'autre part, étudiant à Sienne quarante-quatre sourds-muets, et quarante-quatre orphelins, trouve que la différence du nombre des stigmates de dégénérescence étudiés exclusivement à la tête est peu considérable [3]. Le peu de différence entre ces deux catégories de sujets pourrait se comprendre si les orphelins qui servent de témoins sont des enfants trouvés, issus pour la plupart d'unions illégitimes et qui supportent le poids d'une hérédité dégénérative ou de conditions de génération défectueuses ; j'ai eu occasion de comparer des orphelins de marins nés d'unions légitimes et des enfants trouvés dans une même ville ; ils présentaient des différences morphologiques qui n'étaient pas à l'avantage des derniers. D'ailleurs si on considère le tableau de Rossi, on voit aussi qu'il n'y a pas une différence notable entre les sourds-muets congénitaux et les autres. L'étude méritait d'être reprise, d'autant plus que les études physiologiques ne paraissaient pas devoir donner non plus des traits caractéristiques. Ottolenghi en particulier ne note que des défauts peu importants de la sensibilité [4].

J'ai examiné, au cours de deux années scolaires, 235 sourds-muets mâles au-dessous de vingt ans et au-dessus de sept, mais j'ai dû en éliminer un certain nombre de la statistique pour lesquels les renseignements étaient incomplets, soit par cause d'absence momentanée au moment d'un examen partiel, soit par cause de départ, soit à cause de l'absence de renseignements sur l'époque de l'apparition

1. *Le traitement pédagogique de la surdité et en particulier de la surdité verbale* (La Belgique médicale, 1895, p. 577, t. II).

2. *Du sourd-muet et de son éducation*, Bordeaux, 1894, p. 14.

3. Ugo Rossi, *Contributo all' antropologia del sordo mutismo* (R. acad. der Fisiocrati, série IV, vol. V, 1894).

4. S. Ottolenghi, *La sensibilita del sordo-muto* (L'Éducazione dei sordo-muti, Siena, 1895). — *La condizione del sordo-muta umanzi alla biologia ed alla lege* (Arch. ital. di ontologia, etc., anno IV, fasc. I), Torino, 1896.

de la surdi-mutité, soit par absence de renseignements sur l'état intellectuel chez les sujets récemment entrés. Ils ont été passés en revue en costume de bain munis d'un caleçon; un débat récent relatif à l'examen des organes génitaux dans un établissement public d'assistance nous a forcé de négliger l'examen des organes génitaux et de quelques malformations susceptibles d'être dissimulées par le vêtement en question, et en particulier les hernies, des malformations de la peau, etc. Nous avons négligé avec intention les caractères anthropométriques qui n'ont rien à faire avec les malformations, nous nous en sommes tenu aux anomalies que nous considérons comme tératologiques. Comme ce sont les mêmes caractères qui ont été étudiés sur tous, les chiffres obtenus permettent une comparaison des diverses catégories. Nous n'avons pas tenu compte des asymétries légères : pour l'asymétrie chromatique des iris par exemple nous n'avons noté que les asymétries de couleur, négligeant les asymétries de ton.

Le tableau dans lequel nous avons résumé les proportions pour 100 sujets des malformations observées, comprend, outre l'énumération nécessaire de ces malformations, six colonnes groupant les sujets par catégories, d'après leur développement intellectuel déterminé par des notes pédagogiques rédigées par le personnel de l'établissement et indépendamment de l'examen anatomique, et deux colonnes groupant les sujets d'après la date de l'apparition de la surdi-mutité.

Les six premières colonnes du tableau permettent de comparer la fréquence des différentes anomalies avec l'état intellectuel des sujets. L'examen de 194 sujets est résumé dans cette partie du tableau. Les notes pédagogiques divisent ces 194 sujets en six catégories suivant leur état intellectuel.

Le nombre moyen des anomalies pour chaque individu des six catégories pédagogiques n'est pas sans intérêt; il nous montre en effet que plus l'intelligence est faible, plus grand est le nombre des anomalies.

Groupes d'après l'état intellectuel.	Nombre de sujets.	Nombre moyen des anomalies.
Bon	33	3,84
Assez bon	38	3,89
Passable	53	4,20
Médiocre	42	4,57
Faible	19	4,84
Très faible	9	5,44

Les deux dernières colonnes du tableau résument la proportion

MALFORMATIONS	PROPORTION DES MALFORMATIONS suivant l'intelligence des sourds-muets						suivant la date de surdi-mutité	
	Bonne	Assez bonne	Passable	Médiocre	Faible	Très faible	congénitale	acquise
Macrocéphalie	»	»	»	2,38	»	»	1,07	»
Microcéphalie	»	»	3,77	»	»	44,44	5,36	1,03
Acrocéphalie	»	»	3,77	»	»	»	2,14	»
Front olympien	3,03	5,24	3,77	4,76	»	»	3,22	3,09
Déformation de la suture coronale.	»	2,67	1,88	»	»	»	1,07	1,03
— lambdoïde	»	»	1,88	2,38	»	»	2,14	»
Asymétrie crânio-faciale	»	2,67	13,20	9,52	21,05	»	7,52	8,24
Voûte palatine ogivale	24,24	31,57	32,07	33,33	47,36	22,22	35,48	26,80
Torus palatinus	15,15	15,78	18,86	4,76	26,3	11,11	9,66	12,37
Déviation de la cloison nasale	»	»	»	2,38	5,26	»	2,14	»
Division de la voûte palatine	»	2,67	»	2,38	»	»	1,07	1,03
Absence de chevauchement normal du maxillaire supérieur	9,09	13,15	7,54	21,42	5,26	11,11	9,66	6,18
Atrophie et retrait du maxillaire inf.	12,12	5,24	9,43	9,52	15,78	33,33	12,90	9,27
Atrophie unilatérale du maxillaire inférieur (bec croisé)	3,03	»	3,77	»	5,26	»	2,14	1,03
Apophyse lémurienne bilatérale	21,21	21,05	26,41	21,42	21,05	33,33	23,65	21,64
— à droite	»	»	3,77	»	»	»	1,07	»
— à gauche	3,03	»	»	»	»	»	1,07	»
Double rangée de dents supérieures.	3,03	»	»	»	»	»	1,07	»
Microdontie	»	»	1,88	»	»	»	»	1,03
Dents irrégulières aux 2 mâchoires	12,12	2,67	11,32	14,28	10,52	11,11	8,60	9,27
— à la mâchoire inf.	3,03	»	»	»	»	»	1,07	1,03
Écart. des incisives médianes sup.	»	10,52	11,32	16,66	5,26	11,11	15,05	4,12
— infér.	»	»	»	»	5,26	»	2,14	»
Incisives supérieures atrophiées	»	»	»	2,38	»	»	3,22	2,06
— inférieures atrophiées	»	2,67	»	4,76	5,26	»	2,14	»
— absentes	»	»	1,88	2,38	»	»	2,14	»
Canines très saillantes	»	»	1,88	»	»	»	»	1,03
— atrophiées	»	»	»	»	5,26	»	1,07	»
Molaires absentes au maxillaire inf.	»	2,67	»	»	»	»	»	1,03
— atrophiées —	»	»	»	2,38	»	»	1,07	»
Érosions dentaires	6,06	10,52	11,32	4,76	15,77	»	5,60	6,18
Tourbillon de cheveux double	3,03	»	1,88	»	5,26	»	2,14	»
— pariétal droit	»	»	1,88	»	»	»	1,07	»
— — gauche	»	»	1,88	»	»	»	1,07	»
— erratique frontal	»	»	»	2,38	»	»	1,07	1,03
Oreilles trop grandes des deux côtés.	»	»	1,88	»	»	»	2,14	»
— — à droite	»	»	1,88	»	»	»	»	1,03
— trop petites des deux côtés.	»	»	3,77	2,38	5,26	»	2,14	2,06
— en anse des deux côtés	»	13,15	3,77	7,14	»	11,11	7,52	1,03
— en anse à gauche	»	»	1,88	»	5,26	»	2,14	3,09
Hélix aplati des deux côtés	»	10,52	1,88	»	»	»	2,14	1,03
— élargi et replié des deux côtés.	3,03	»	5,66	»	»	»	2,14	1,03
— à racine saillante des 2 côtés.	»	»	3,77	4,76	»	»	3,22	»
— à droite	»	»	»	»	»	»	»	1,03
— noduleux des deux côtés	9,09	13,15	9,43	9,52	»	11,11	7,52	9,27
— à gauche	»	»	»	»	»	»	1,07	»
Pointe de Darwin des deux côtés	6,06	10,52	3,77	7,14	»	11,11	5,36	4,12
— à droite	»	»	»	2,38	»	»	1,07	3,09
— à gauche	»	»	»	»	»	»	»	1,03
Lobule absent	6,06	13,15	5,66	4,76	10,52	»	2,14	9,27
— soudé	»	»	3,77	2,38	»	»	1,07	»
Tragus double des deux côtés	51,51	44,73	47,16	59,50	52,63	44,44	54,83	41,23
— à droite	9,09	2,67	1,88	4,76	5,26	»	4,30	3,09
— à gauche	»	»	1,88	»	5,26	»	3,22	2,06
Fistule à la racine de l'hélix gauche.	»	»	1,88	»	»	»	1,07	»
Fissure entre le lobule et l'hélix à dr.	»	»	»	2,38	»	»	»	»

MALFORMATIONS	PROPORTION DES MALFORMATIONS suivant l'intelligence des sourds-muets						suivant la date de surdi-mutité	
	Bonne	Assez bonne	Passable	Médiocre	Faible	Très faible	congénitale	acquise
Fibro-cartilage préauriculaire à droite	»	»	»	2,38	»	»	»	1,03
Oreilles velues	»	»	»	2,38	»	»	»	»
Micropthalmie à gauche	»	»	»	»	5,26	»	1,07	»
Epicanthus	»	»	»	»	»	»	»	»
Strabisme	»	2,67	»	4,76	5,26	»	4,30	»
Cataracte congénitale à droite	»	»	1,88	»	»	»	»	1,03
Asymétrie chromatique des iris	3,03	2,67	3,77	»	»	»	3,22	1,03
Corectopie bilatérale	27,27	25,31	16,98	23,80	26,31	22,22	21,50	20,61
— à gauche	»	»	5,66	»	10,52	11,11	3,22	3,09
Scoliose	6,06	»	»	2,38	15,78	11,11	3,22	2,06
Lordose	3,03	5,24	5,66	»	»	22,22	3,22	3,09
Épaules fuyantes	3,03	»	1,88	»	»	»	1,07	1,03
Thorax en gouttière	6,06	10,52	11,32	11,90	5,26	11,11	8,60	9,27
— en entonnoir	3,03	5,24	»	9,52	»	»	4,30	3,09
— en carène	»	2,67	3,77	2,38	»	»	4,30	»
— aplati	»	»	»	2,38	»	»	1,07	1,03
— asymétrique	3,03	»	»	2,38	»	»	1,07	»
Déviation de l'appendice xiphoïde	»	»	»	2,38	»	»	1,07	1,03
Hernie de la ligne blanche	»	»	1,88	»	»	»	2,14	»
Hernie ombilicale	»	»	1,88	»	»	»	1,07	»
Main trop petite à gauche	»	»	1,88	»	»	»	1,07	1,03
Main trop grande avec tache érutile	»	»	1,88	»	»	»	»	1,03
Pouce trop court des deux côtés	»	»	1,88	»	»	»	1,07	»
Index trop court des deux côtés	3,03	5,24	1,88	7,14	15,78	11,11	5,36	2,06
— à droite	»	2,67	»	»	5,26	»	1,07	»
— à gauche	»	»	»	»	5,26	»	1,07	»
Index tordu sur son axe	»	2,67	»	»	»	»	»	1,03
Annulaire = médius à gauche	3,03	5,24	1,88	»	»	»	1,07	1,03
Médius courbé en dedans	»	7,89	»	2,38	»	»	1,07	2,06
Oligodactylie cubitale bilatérale	6,06	5,24	16,98	11,90	31,57	44,44	16,12	10,39
— à droite	»	»	1,88	4,76	5,26	»	3,22	0,93
— à gauche	9,09	5,24	3,77	9,52	»	11,11	6,36	8,24
Petit doigt trop court des deux côtés	15,15	18,42	7,54	9,52	15,78	»	12,90	9,27
— à droite	»	»	»	»	5,26	»	»	2,06
— à gauche	6,06	5,24	5,66	7,14	»	»	5,36	2,06
Phalangette du p. droit déviée en ded.	3,03	2,67	1,88	2,38	»	»	1,07	1,03
Genu valgum bilatéral	3,03	»	5,66	2,38	15,78	11,11	4,30	4,12
Pied plat	6,06	2,67	»	»	»	22,22	4,30	1,03
Pied à olygodactylie péronéale	»	2,67	1,88	7,14	»	»	1,07	4.12
Gros orteil préhensile	»	2,67	3,77	2,38	»	11,11	4,30	2,06
— trop long	»	»	»	»	»	11,11	1,07	»
Deuxième orteil beaucoup plus grand que le premier des deux côtés	3,03	2,67	1,88	»	5,26	»	1,07	2,06
2e orteil beaucoup plus grand à gauche	»	»	»	»	»	»	2,14	»
2e orteil plus petit que le 3e des 2 côtés	»	2,67	3,77	2,38	»	»	3,22	1,03
— à droite	3,03	»	1,88	»	»	»	1,07	»
— à gauche	»	»	»	»	5,26	»	»	1,03
3e orteil plus petit que le 4e des 2 côtés	3,03	»	3,77	2,38	5,26	»	2,14	3,09
Petit orteil trop petit à gauche	»	»	»	2,38	»	»	1,07	1,03
Deuxième orteil dévié en dehors	3,03	»	»	4,76	10,52	»	2,14	2,06
Deuxième et troisième orteils déviés	3,03	»	»	»	»	»	1,07	1,03
Déviation des 5e orteils en dedans	»	»	1,88	»	»	»	3,22	»
Syndactylie des 2e et 3e orteils	3,03	»	1,88	»	»	»	2,14	»
Taches pigmentaires	27,27	10,52	9,43	23,80	25,78	22,22	17,20	14,42
Molluscum	»	7,89	»	7,14	»	22,22	4,30	3,09
Icthyose	»	»	1,88	2,38	»	11,11	2,14	1,03
Infantilisme	»	»	»	2,38	»	»	»	1,03
Nanisme	»	»	1,88	»	»	»	»	1,93

des anomalies chez 190 sujets sur lesquels on a des renseignements relatifs à la date de l'apparition de l'infirmité. Le nombre moyen des anomalies pour ces deux catégories est aussi intéressant à relever.

	Nombre des sujets.	Nombre moyen des anomalies.
Surdi-mutité congénitale...........	93	4,49
Surdi-mutité acquise...............	97	3,28

Il est bon de remarquer que si les sourds-muets congénitaux présentent plus de stigmates tératologiques, ils sont aussi en général moins intelligents; le tableau suivant est fait d'après les notes pédagogiques.

Nombre des sujets classés par catégories au point de vue intellectuel.

	Bon.	Assez bon.	Passable	Médiocre.	Faible.	Très faible.
Surdi-mutité congénitale.	14	15	21	27	9	7
Surdi-mutité acquise....	20	20	33	15	8	1

On voit donc que d'une façon générale la surdi-mutité congénitale ou réputée telle, s'accompagne de stigmates tératologiques plus nombreux et d'un affaiblissement intellectuel plus grand que la surdi-mutité non congénitale.

D'autre part, dans la généralité des sourds-muets on observe d'autant plus de stigmates tératologiques que l'intelligence est plus faible.

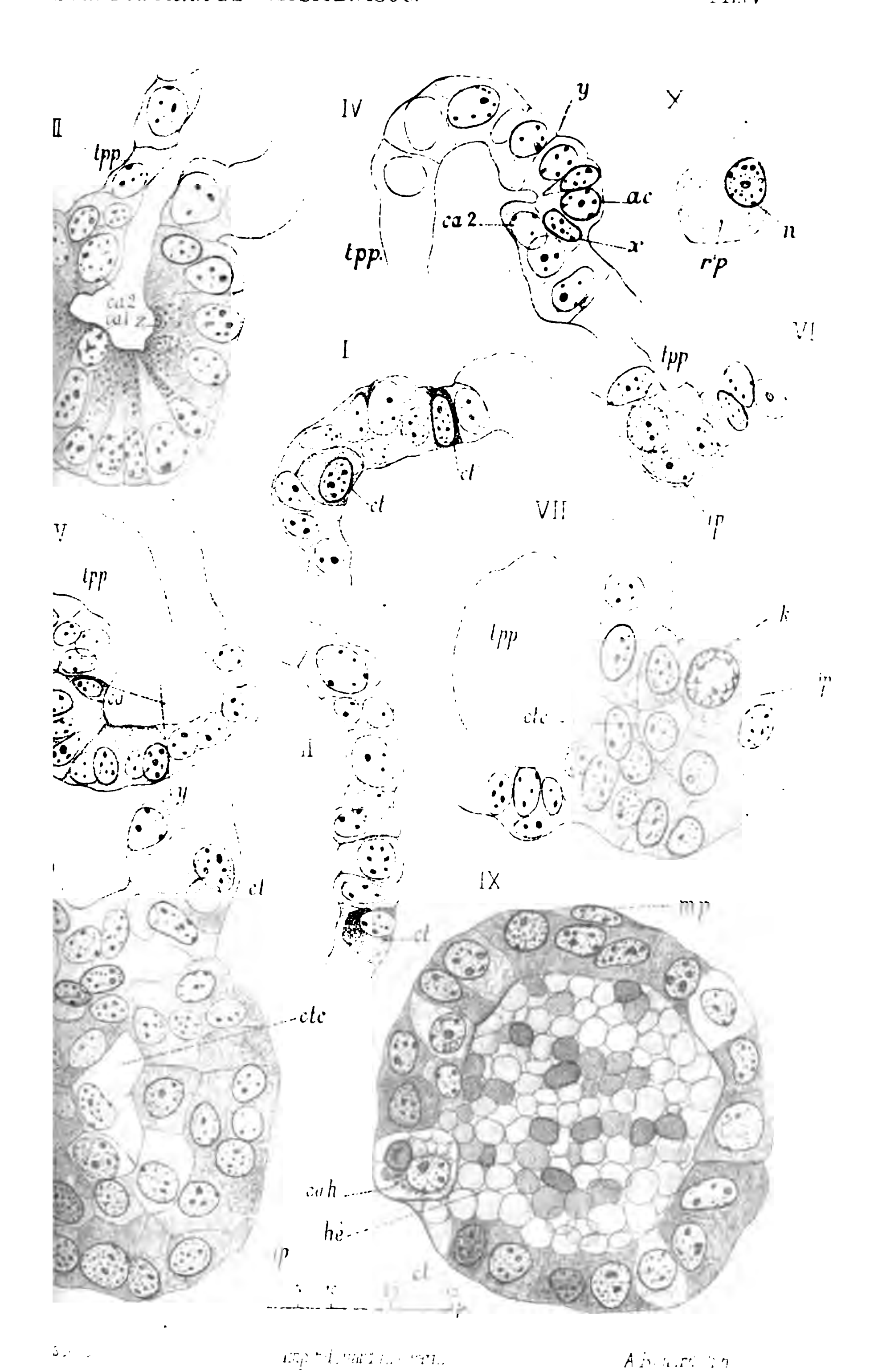
De ces deux conclusions génitales qui sont incontestables, on pourrait être tenté de tirer, comme déduction pratique, l'exclusion de l'enseignement supérieur des sourds-muets, les sourds-muets de naissance et les plus déformés. Cette déduction cependant n'est pas justifiée, car parmi les sourds-muets non congénitaux et les mieux classés au point de vue du développement intellectuel, nous trouvons un certain nombre d'individus qui présentent un nombre de stigmates tératologiques supérieur à la moyenne; et parmi les sourds-muets de naissance les plus mal classés, on trouve des individus mieux conformés que la moyenne. On est donc réduit à conclure que si l'examen anthropologique peut servir d'appoint, lorsqu'il s'agit de juger de l'éducabilité, cet examen doit concorder avec des données d'un autre ordre.

L'anthropologie nous donne des renseignements tout juste aussi précis au point de vue de l'éducabilité des sourds-muets qu'au point de vue de la criminalité [1].

1. Ch. Féré, *Dégénérescence et Criminalité*, 2e édit., 1895.

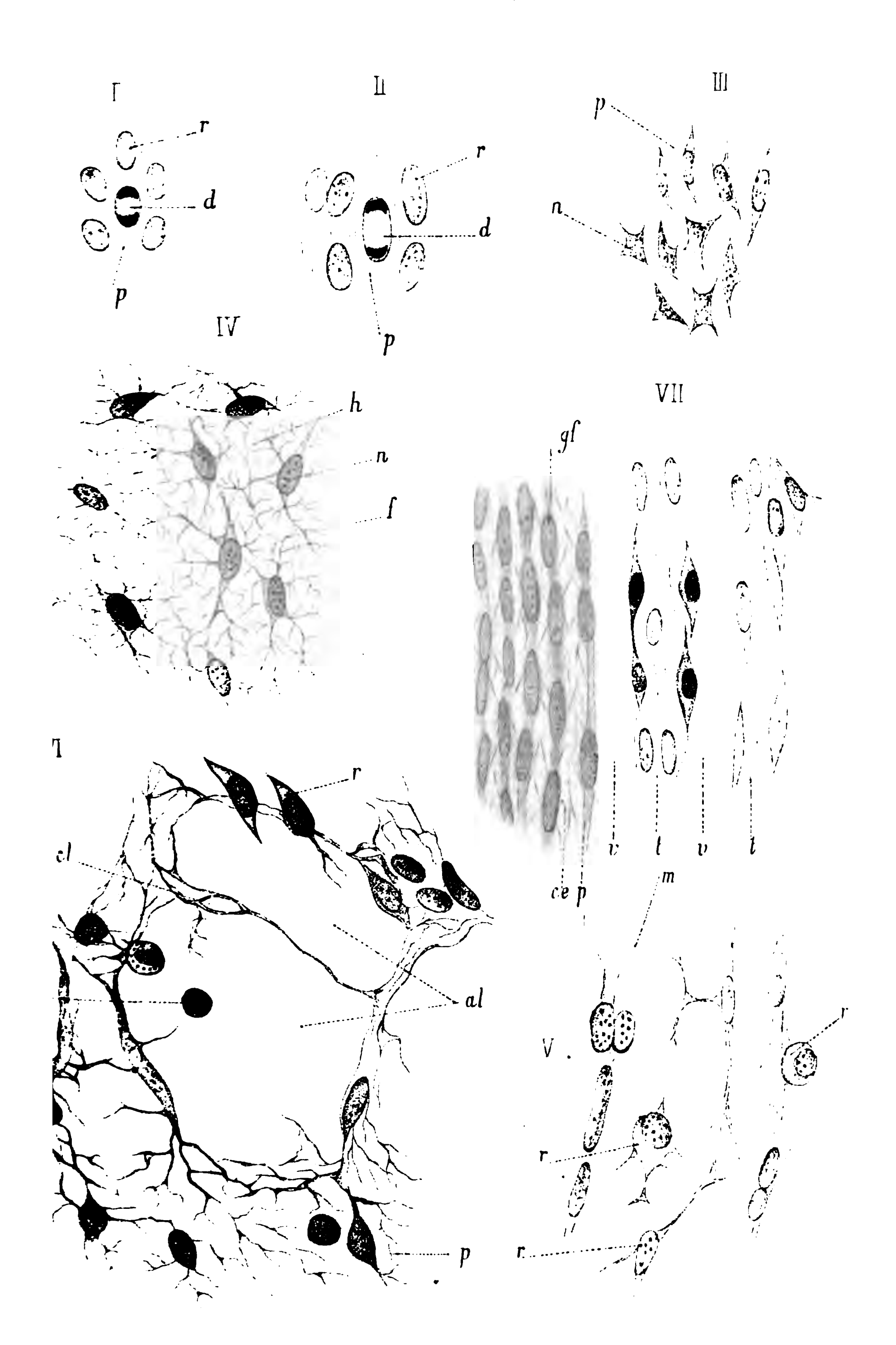
Le propriétaire-gérant : Félix Alcan.

Coulommiers. — Imprimerie Paul Brodard.



Histogénie du Pancréas.



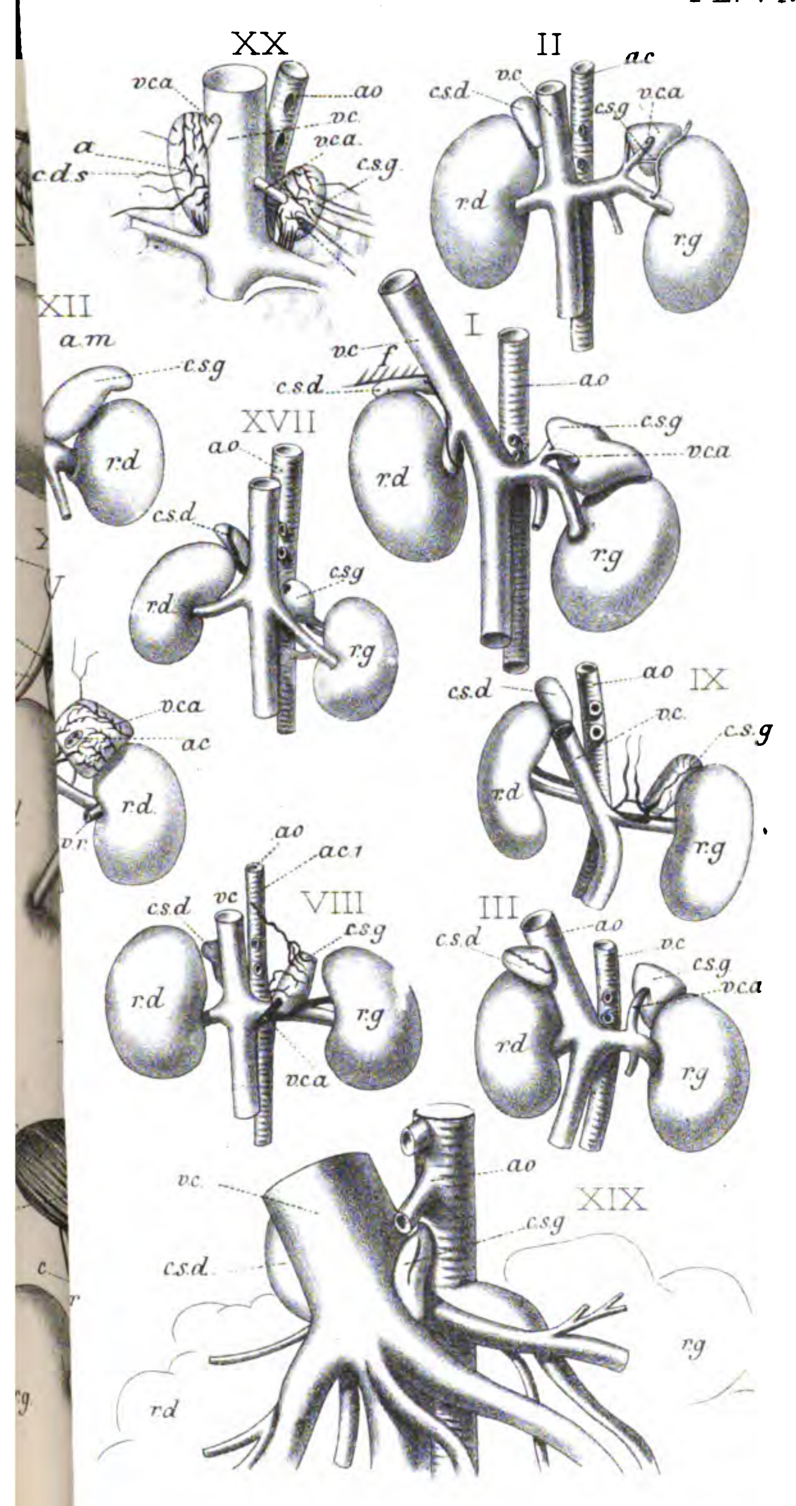


vy del — Imp. Edouard Bry, Paris — A. Pénard lith.

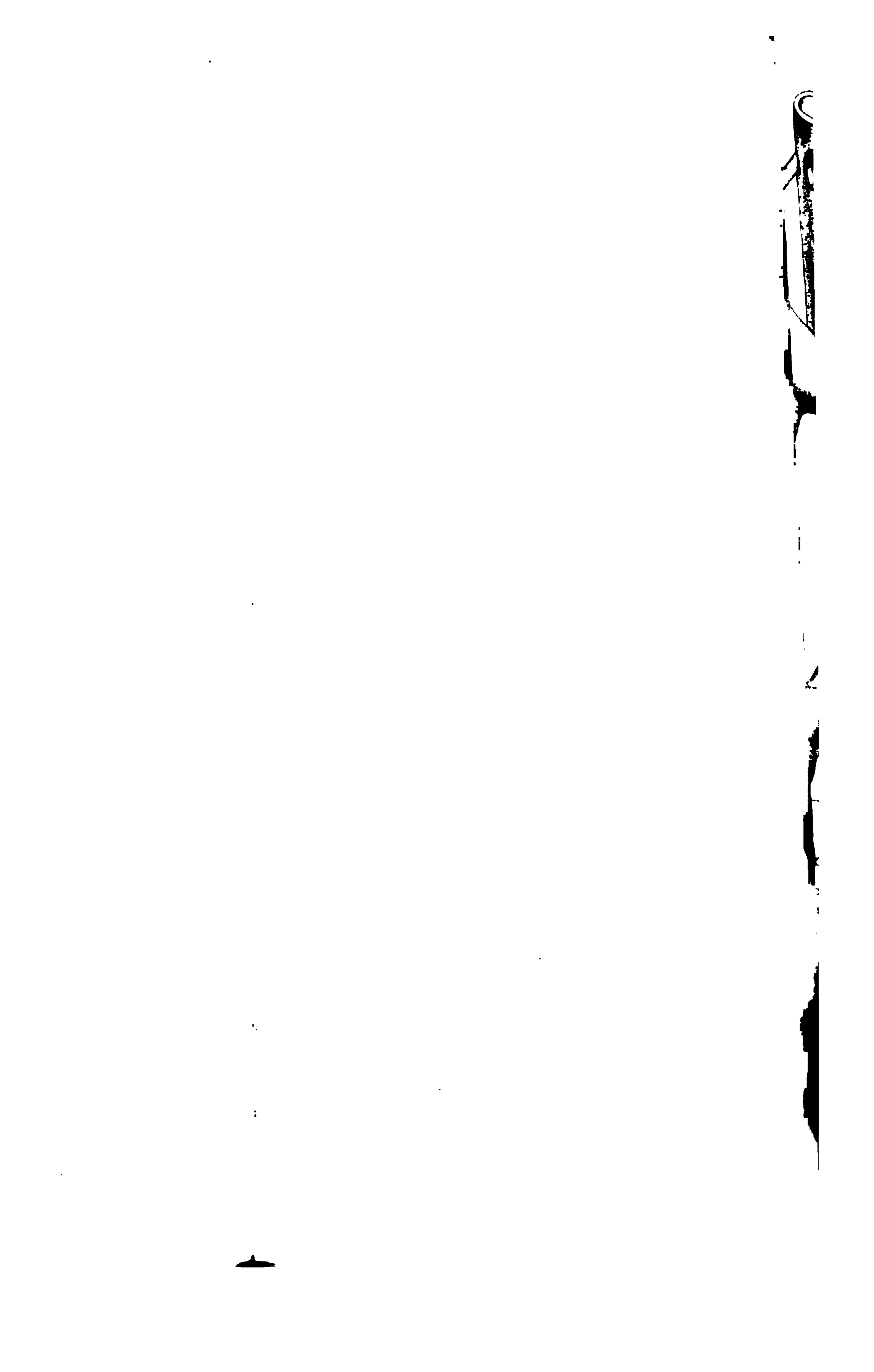
Evolution du Tissu conjonctif.

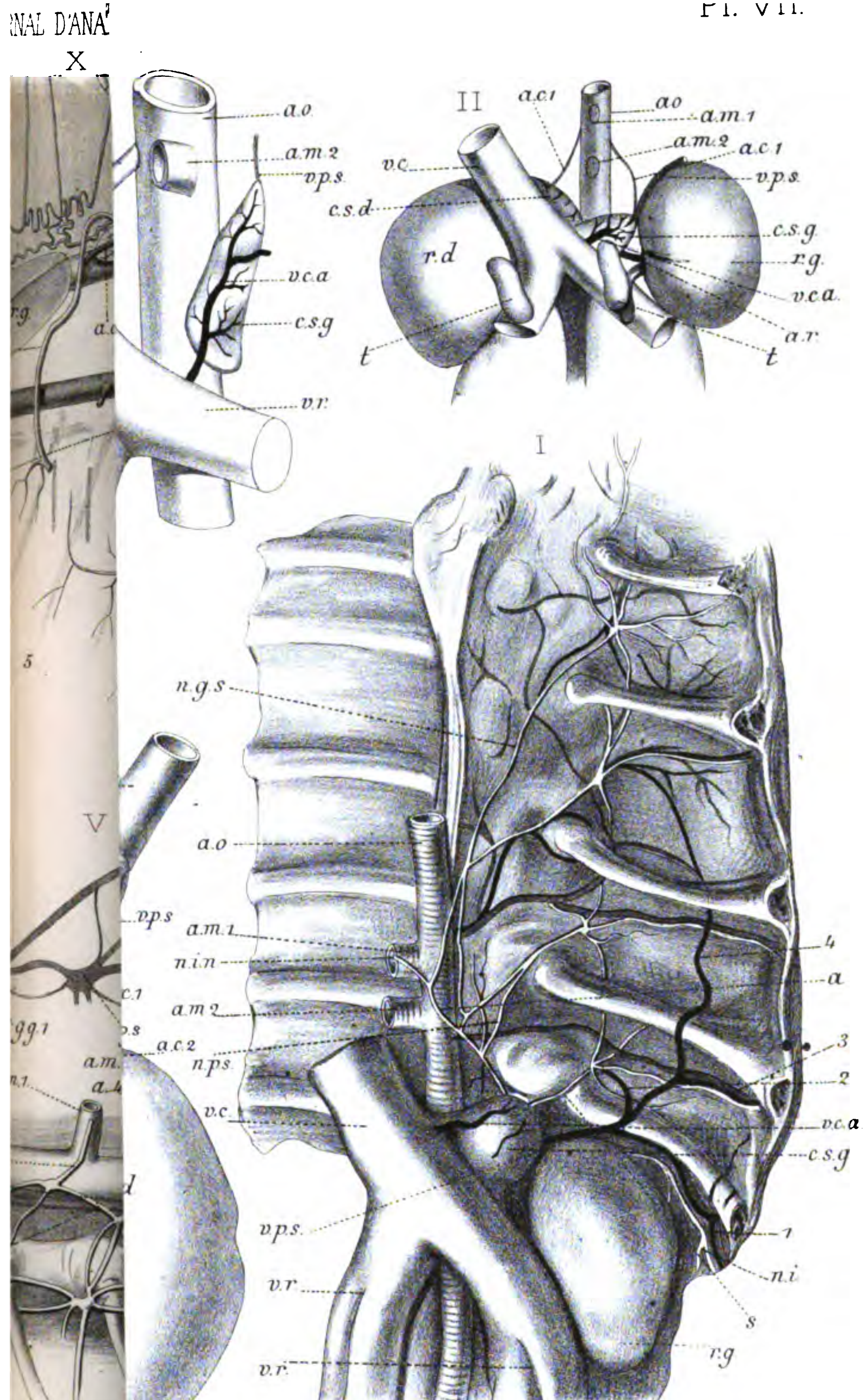
Felix Alcan Editeur

PL. VI.



A. Bénard lith.





A. Bénard lith.

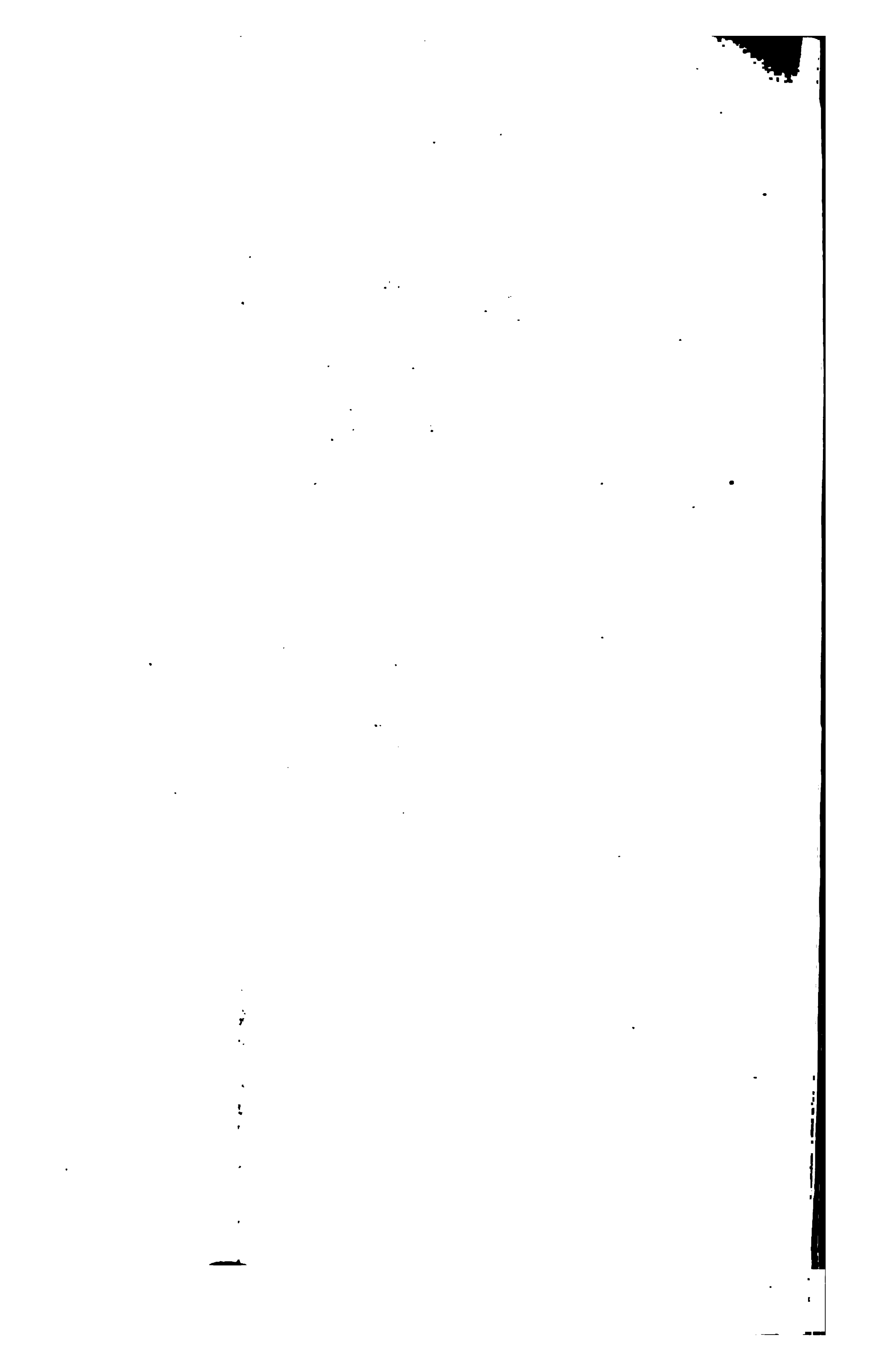


TABLE DES MATIÈRES

E. LAGUESSE. — Recherches sur l'histogénie du Pancréas [illegible] Mouton. (*Planche IV.*) (*Suite et fin.*)........ [illegible]
E. RETTERER. — Sur le développement morphologique et histologique des Bourses muqueuses et des Cavités péri-tendineuses. (*Planche V.*)........ [illegible]
A. PETTIT. — Recherches sur les Capsules surrénales. (*Planches VI et VII.*)........ [illegible]
CH. FÉRÉ. — Les Stigmates tératologiques de la Dégénérescence chez les sourds-muets........ [illegible]

Le *Journal de l'Anatomie et de la Physiologie* paraît tous les deux mois :

CONDITIONS DE LA SOUSCRIPTION

Un numéro........ [illegible]
Un an, pour Paris........ [illegible]
— pour les départements et l'étranger........ [illegible]

CHAQUE LIVRAISON CONTIENT :

1° Des travaux originaux sur les divers sujets que comporte son titre, accompagnés de planches hors texte en noir et en couleurs, et de gravures dans le texte;
2° Des analyses et comptes rendus de travaux présentés aux Sociétés savantes françaises et étrangères;
3° Une revue des publications qui se font à l'étranger sur la plupart des sujets qu'embrasse le titre de ce recueil.

IL A EN OUTRE POUR OBJET :

La tératologie, la chimie organique, l'hygiène, la toxicologie et la médecine légale dans leurs rapports avec l'anatomie et la physiologie;
Les applications de l'anatomie et de la physiologie à la pratique de la médecine, de la chirurgie et de l'obstétrique.

Les ouvrages à analyser, et tout ce qui concerne la rédaction, doivent être adressés franco à la librairie FÉLIX ALCAN, 108, boulevard Saint-Germain.

JOURNAL

DE

L'ANATOMIE

ET DE

LA PHYSIOLOGIE

NORMALES ET PATHOLOGIQUES

DE L'HOMME ET DES ANIMAUX

Fondé par **CHARLES ROBIN** (1864-1885)

Continué par **GEORGES POUCHET** (1885-1894)

PUBLIÉ PAR **MATHIAS DUVAL**

(Membre de l'Académie de médecine, professeur à la Faculté de médecine)

AVEC LE CONCOURS DE

MM. les Dʳˢ BEAUREGARD, TOURNEUX et RETTERER

XXXIIᵉ ANNÉE, 1896. — Nº 4. — JUILLET-AOUT

PARIS

ANCIENNE LIBRAIRIE GERMER BAILLIÈRE ET Cⁱᵉ

FÉLIX ALCAN, ÉDITEUR

108, BOULEVARD SAINT-GERMAIN, 108

1896

RECHERCHES

SUR

LES CAPSULES SURRÉNALES

Par A. PETTIT

Docteur ès sciences naturelles.

(*Suite et fin* [1].)

PLANCHES VIII ET IX.

BATRACIENS

Les capsules surrénales des Batraciens ont un aspect spécial, qui au premier abord semble n'avoir pas d'analogies dans la série des Mammifères; en effet rien qui dans leur configuration rappelle ce qu'on observe chez leurs plus proches voisins, les Ophidiens. Néanmoins elles sont connues depuis fort longtemps. Swammerdam a le premier noté l'existence de corps jaunes sur les reins en les désignant sous le terme de *corpora heterogenia*; Rösel les décrivit ensuite fort exactement. Ultérieurement, Rathke, Retzius et Nagel leur consacrèrent quelques lignes et Gruby, en 1842, s'en occupa longuement dans ses recherches sur le système veineux de la Grenouille et justifia leur homologation avec les capsules surrénales des Vertébrés supérieurs. Enfin Ecker fit connaître leur structure histologique.

Ce qui frappe tout d'abord, c'est la fragmentation et la dissémination des capsules. Celles-ci sont représentées chez la grenouille vulgaire (*Rana esculenta*, L.) par une série d'îlots pancréatiformes irrégulièrement disséminés sur les vaisseaux efférents du rein aux

1. Voir le n° de mai-juin.

points où ceux-ci émergent du parenchyme rénal ; en général elles sont à la surface du rein ; cependant elles sont parfois plus ou moins profondément enfoncées à l'intérieur. Par leur aspect elles rappellent involontairement les mêmes glandes des Chéloniens. Au microscope, on constate qu'elles sont formées par une série de masses mamelonnées, granuleuses [1], atteignant un diamètre maximum d'un dixième de millimètre. Celles-ci, comme nous l'avons vu, sont entièrement unies aux veines rénales ; en outre, par leur surface libre (ventrale), elles sont en contact soit avec le testicule, soit avec l'ovaire.

Par suite de leur adhérence avec le rein, elles ne semblent avoir ni vaisseaux ni nerfs qui leur appartiennent en propre ; en particulier elles ne possèdent pas de veine porte spéciale. Mais, comme chez les Tortues, elles sont irriguées par le sang qui provient du rein. D'ailleurs ces organes renferment une telle proportion de vaisseaux qu'ils sont beaucoup moins apparents sur les pièces injectées que sur les pièces fraîches : la quantité de masse à injection qui les gonfle empêche de les distinguer. Accolées aux veines ou développées dans leur épaisseur, en tout cas les capsules de la grenouille baignent dans le sang : elles semblent pour cette raison représenter le type par excellence de la glande vasculaire sanguine. Pas plus que Wiedersheim je n'ai réussi, soit par des dissections fines, soit par la méthode des coupes, à mettre en évidence les rapports de ces organes avec le système sympathique ; cependant les recherches de Richard Semon ont montré que chez les Batraciens aussi l'élément nerveux joue un rôle important dans le développement de la capsule.

Tous les Anoures semblent d'ailleurs à ce point de vue construits sur le même plan ; la seule différence qu'il y aurait peut-être à signaler chez le Crapaud (*Bufo cinereus*, L.) c'est la plus grande diffusion du parenchyme surrénal qui tend à se disséminer encore davantage sur les veines efférentes du rein.

Cette fragmentation est encore plus accusée chez les Urodèles, chez lesquels Meckel a inutilement recherché ces organes. Ici encore il s'agit d'îlots pancréatiformes en rapport avec le rein, les veines

1. Ecker fait observer avec raison que Rahtke a dû en certains cas considérer comme des capsules les masses adipeuses qui se trouvent à l'extrémité antérieure du rein ; Œsterlen aurait également commis une semblable méprise ; il aurait confondu le testicule avec la glande surrénale.

efférentes et les glandes génitales, mais au lieu d'une masse à peu près continue il n'existe qu'un nombre parfois assez considérable (une vingtaine en moyenne) de corpuscules jaunâtres de très petite dimension (ne dépassant guère un millimètre) situés au voisinage du bord interne du rein; néanmoins chez les Salamandres, la capsule est encore en rapport avec les veines efférentes du rein et les glandes génitales.

Je n'ai malheureusement pas eu l'occasion d'étudier ces organes chez les Pérennibranches; cela est d'autant plus regrettable que les documents manquent sur ce point; il n'y a guère que Delle Chiaje et Leydig qui se soient occupés des capsules des Pérennibranches. Chez le Protée, il existerait également, d'après ce dernier auteur, des glandes surrénales constituées par des vésicules arrondies tout comme chez la Grenouille ou chez la Salamandre; ces organes seraient disposés autour des veines rénales efférentes, mais Leydig ne donne aucun renseignement sur leur constitution.

Résumé.

Les capsules surrénales des Batraciens sont remarquables par leur dissémination à la surface des veines rénales efférentes; néanmoins par leurs rapports avec les vaisseaux et les organes génitaux elles rappellent les dispositions qu'on constate chez les Reptiles; c'est d'ailleurs avec les Chéloniens qu'elles présentent les plus grandes affinités. Comme chez ces derniers animaux, les capsules sont en rapport avec l'organe urinaire et ne possèdent pas de circulation porte qui leur appartienne en propre. Remarquons enfin que les connexions avec le système sympathique sont beaucoup moins certaines que dans les trois classes précédentes [1].

DIPNOÏQUES

Aucun auteur à ma connaissance n'a indiqué l'existence des capsules surrénales chez les Dipnoïques; c'est là une lacune regrettable que Wiedersheim déplore dans le remarquable chapitre de son *Anatomie comparée* qui est consacré aux glandes surrénales.

Grâce à l'extrême amabilité de MM. les professeurs Filhol et Vail-

1. Il convient de remarquer que l'organe urinaire représente chez les Chéloniens un métanéphros et chez les Batraciens un mésonéphros.

lant, j'ai pu constater l'existence de ces organes chez le Protoptère (*Protopterus annectens*, Owen).

Sur le spécimen que j'ai disséqué, ces organes étaient représentés (Pl. III, fig. 8) par deux petites masses de volume inégal qui étaient accolées à la face ventrale de la veine cardinale au point où celle-ci pénètre dans le canal hémal; ils sont par conséquent en rapport, non plus comme chez les animaux précédemment étudiés avec la face ventrale du rein, mais avec la face dorsale; il résulte de cette disposition qu'ils perdent toutes connexions avec les glandes génitales.

Par leurs rapports et par leur forme, les glandes surrénales du Protoptère ne rappellent en aucune façon les mêmes organes des Batraciens, desquels on le rapproche volontiers : au point de vue morphologique il y a là un véritable hiatus entre les deux classes. En réalité, il n'en est rien. En effet, les capsules de ce Dipneuste ont une structure intime qui est assez voisine de celle qu'on constate chez les Batraciens; elles sont composées par un parenchyme beaucoup plus compact que chez les Poissons osseux, avec lesquels elles n'ont guère de commun que la forme extérieure et les rapports anatomiques.

Résumé.

En somme, les glandes surrénales du Protoptère, par leurs rapports et par leur forme, rappellent, assez exactement, comme nous le verrons bientôt, les mêmes organes des Téléostéens; d'autre part, par leur structure histologique, ce sont plutôt des capsules de Batraciens.

TÉLÉOSTÉENS

On doit à Stannius les premières indications relatives aux glandes surrénales des Poissons osseux; dans un mémoire publié en 1839, cet auteur indique l'existence de ces organes chez un certain nombre de Téléostéens. A l'époque où Stannius poursuivait ses recherches, la technique histologique ne permettait guère d'étudier cette question fructueusement. Cet anatomiste dut se borner à constater que les capsules surrénales des Poissons étaient formées par un parenchyme blanchâtre, finement granuleux, limité par une enveloppe fibrillaire; au sein de ce dernier se trouvaient des noyaux sensiblement plus petits que les corpuscules sanguins. Malgré le

peu de précision de ses observations, Stannius croyait pouvoir homologuer les corps en question aux capsules surrénales des Vertébrés supérieurs. « Ich mochte, dit Stannius, ihrem Bau nach, am ersten fur Nebennieren halten. »

Cette conclusion pouvait paraître prématurée, et il fallut attendre plusieurs années pour qu'A. Ecker, en se basant sur des études histologiques plus rigoureuses, réussît à justifier la dénomination de capsules surrénales imposée par Stannius aux petits corps blanchâtres que cet auteur avait découverts en différents points de la surface du parenchyme rénal.

L'étude de ces organes fut délaissée après Ecker; leur importance semble avoir été méconnue, et même Owen, dans son Traité d'Anatomie comparée, ne craint pas d'affirmer que quelques Poissons en sont dépourvus. En réalité, les glandes surrénales sont des organes fondamentaux des Vertébrés; leur absence chez tel ou tel type n'est qu'apparente; elle ne peut être imputée qu'à l'insuffisance des recherches ou du matériel étudié. Toujours est-il que c'est avec raison que Wiedersheim, dans son Manuel d'Anatomie comparée (paru il y a à peine quelques années), constate que, chez les Téléostéens, « l'existence des capsules surrénales n'a pas été démontrée partout d'une manière positive [1] ». Remarquons toutefois qu'en se fondant sur les faits embryologiques actuellement connus, on peut *a priori* affirmer leur présence chez tous les Vertébrés; en effet, comme les glandes génitales, les capsules dérivent de l'épithélium germinal du cœlome, et ce fait suffit à indiquer leur haute importance morphologique. Dans de telles recherches, le microscope constitue un critérium précieux; en effet, au point de vue macroscopique, il est fort difficile d'indiquer les caractères distinctifs des capsules surrénales; celles-ci sont constituées par de petits corps blanchâtres [2], de forme irrégulièrement sphérique, d'aspect nacré qu'il est parfois malaisé de distinguer des petits amas graisseux qu'on observe si fréquemment chez les Poissons. En outre, la position de ces organes est variable; ils sont situés tantôt à la face ventrale des reins, tantôt à la face dorsale; parfois même ils sont enfouis dans l'épaisseur du parenchyme rénal. Leur nombre est également sujet à des variations en somme assez étendues; on en

1. Wiedersheim (2), p. 379.

2. Les capsules des Poissons ne présentent plus leur coloration jaune si manifeste chez les Sauropsidés.

compte en général deux, néanmoins, on peut, dans certains cas, n'en constater qu'un seul; par contre, il existe des animaux qui en présentent un nombre plus considérable (4 à 6).

Cependant il faut remarquer que, malgré ces variations presque infinies, il existe, comme nous pourrons le constater en examinant les différents types, des connexions constantes.

Chez l'anguille (fig. 9, pl. III) en particulier, les capsules surrénales sont représentées par deux petits corps nacrés, irrégulièrement sphériques, qui sont disposés de chaque côté de la veine cardinale. Elles sont reliées à cette dernière par deux vaisseaux volumineux. Leur position est très variable; d'une façon schématique, on peut admettre qu'elles sont situées symétriquement de part et d'autre de la veine cardinale, au point où celle-ci émerge du parenchyme rénal; toutefois il faut reconnaître que c'est là une disposition assez rarement réalisée; en général, les capsules sont situées à des niveaux sensiblement différents et leur volume est inégal; souvent même elles sont disposées l'une au devant de l'autre; l'asymétrie peut parfois être encore plus accusée : les deux capsules gisent du même côté de la veine cardinale. Dans tous ces cas, elles reposent tantôt à la surface des reins, tantôt elles sont logées dans des excavations du parenchyme rénal. Enfin, chez un certain nombre d'individus, les capsules peuvent abandonner cette position et être complètement enfoncées dans une dépression du rein située sur la ligne médiane, à une dizaine de millimètres environ en arrière du point d'émergence de la veine cardinale; dans un de ces cas enfin, je n'ai pu constater l'existence que d'une seule capsule.

On a figuré (Pl. III, fig. 9) sur le même dessin les deux positions qu'occupent le plus fréquemment les capsules surrénales : on peut ainsi se faire une idée de la latitude des variations. On retrouve d'ailleurs chez le Congre [1] des dispositions très voisines. Comme on peut le constater sur la figure 10 de la planche III, les capsules surrénales (*c. s*) se présentent à l'observateur (une fois la cavité générale ouverte) comme deux petites masses blanches et brillantes gisant entre les glandes génitales; une dissection plus attentive (fig. 11, pl. III) montre que ces organes reposent sur la face ventrale du rein au voisinage du point où la veine émerge du parenchyme rénal. Il arrive rarement que les capsules soient symétri-

1. Au point de vue histologique le Congre présente une très grande ressemblance avec l'Anguille.

quement disposées de part et d'autre de la ligne médiane; le plus habituellement l'une devance l'autre : cette disposition est représentée de face et de profil (fig. 12, pl. III). Sur les trois spécimens que j'ai disséqués, ces organes étaient situés à 10 ou 12 millimètres en arrière du point où la masse rénale se bifurque; dans tous ces cas, ils étaient immédiatement sous-jacents à l'anus. Comme chez l'anguille, ce sont de petits corps irrégulièrement sphériques inclus dans les faisceaux du septum conjonctif qui sépare les deux reins.

Mais, il faut le reconnaître, les rapports que nous venons de décrire semblent être assez peu fréquents; chez la plupart des Téléostéens, les capsules sont accolées à la paroi dorsale du rein, à peu près sur la ligne médiane : tel est le cas des Tanches, Carpes, Pleuronectes, Gades, etc. Chez tous ces Poissons, les rapports des glandes surrénales avec les organes génitaux n'existent plus, puisque le rein est interposé entre eux.

Chez ces Poissons, les capsules surrénales sont en rapport avec les gros troncs vasculaires de l'abdomen, en général à la hauteur du premier arc hémal; néanmoins, cette position est loin d'être fixe; les capsules peuvent remonter de quelques millimètres en avant, comme chez la morue, ou encore être situées en deçà du premier arc hémal (Brème); leurs rapports réciproques sont d'ailleurs sujets aux variations que nous avons signalées chez l'Anguille. Leur nombre varie avec les espèces et parfois même avec les individus. Enfin, elles présentent des rapports plus ou moins intimes avec le rein.

Ce sont là des détails pour lesquels il semble impossible de déterminer exactement la part des variations spécifiques. A ce titre, le labre (*Labrus vetula*, Bloch) mérite une mention spéciale : sur quatre exemplaires que nous avons disséqués, nous avons constaté une fois deux, une fois quatre et deux fois six capsules. Ce type est intéressant à un autre point de vue encore; ses capsules sont, en effet, appendues à la veine cardinale, dans l'épaisseur même du parenchyme rénal, qui correspond aux dix ou douze dernières vertèbres abdominales. Ce sont là des dispositions intermédiaires qui semblent relier entre eux les deux types extrêmes que nous avons décrits précédemment.

Chez la Carpe (*Cyprinus carpio*, L.), les capsules sont généralement disposées à peu près symétriquement de part et d'autre des deux gros vaisseaux abdominaux au voisinage du canal hémal; elles affec-

tent, par conséquent, des rapports inverses de ceux qu'on constate chez l'Anguille, puisque c'est la face dorsale du rein qui est en contact avec ces organes.

Au point de vue spécial qui nous intéresse, la Tanche (*Tinca vulgaris*, Cuv.) ne diffère pas sensiblement de la Carpe; néanmoins indiquons que chez ce poisson la symétrie est beaucoup moins accusée; sur les trois exemplaires que j'ai disséqués, ce fait m'a frappé; un cas extrême a été représenté figure 13, planche III; l'asymétrie était tellement accentuée chez cet exemplaire que les deux capsules gisaient du même côté du corps à une faible distance du commencement de l'arc hémal; comme chez la Carpe d'ailleurs, toutes deux étaient en rapport avec la veine cardinale et l'aorte.

Tel est le plan général qu'on retrouve chez un grand nombre d'autres Poissons, mais chez les différents types il subit des modifications multiples, à la vérité peu importantes.

Chez la Morue (*Gadus morrhua*, L.) et chez le Merlan (*Merlangus vulgaris*, Cuv.), les capsules surrénales ont encore la forme de deux petites masses irrégulièrement sphériques; mais, suivant les individus, leur position est sujette à de nombreuses variations; dans un cas (Morue) j'ai trouvé deux capsules accolées d'un même côté à la paroi latérale de la cavité générale, à plus de 0 m. 5 de la ligne médiane du corps et à la hauteur de la troisième vertèbre qui précède l'arc hémal. Le Maquereau (*Scomber trachurus*, L.) diffère trop peu des types précédents pour que je m'attarde à le décrire.

L'asymétrie semble être de règle chez les Pleuronectes (Turbot, Sole, Carrelet); sur les cinq exemplaires que j'ai eu l'occasion de disséquer, les deux capsules se sont constamment montrées sur le côté gauche; elles sont placées sur le premier arc hémal, auquel elles adhèrent plus ou moins intimement, et sont en outre en contact avec la veine cardinale.

Enfin les Trigles (*Trigla gunardus*, L.) présentent d'intéressantes particularités : le nombre des capsules est en général supérieur à celui qu'on observe chez la plupart des autres Téléostéens; sur deux exemplaires, en effet, j'ai constaté six petites glandes surrénales plus ou moins profondément enclavées dans le parenchyme surrénal, mais toutes en rapport ou tout au moins à proximité de la veine cardinale.

Les capsules des Poissons osseux participent à la pléthore san-

guine qui est la caractéristique de ces organes chez les Mammifères et chez les Sauropsidés. Les artères capsulaires sont relativement importantes; elles peuvent soit provenir directement de l'aorte, soit être issues de branches appartenant au parenchyme rénal. Ces dispositions changent d'ailleurs avec les espèces et même avec les individus. En règle générale, il semble que ces variations sont subordonnées à la position des capsules. Ainsi, chez l'anguille, ces organes, quand ils sont situés au point où la masse rénale se bifurque, possèdent la plupart du temps des artères qui leur sont propres; dans ce cas un rameau émané directement de l'artère aorte alimente la capsule. Au contraire, quand la capsule est enclavée dans le tronc rénal, les vaisseaux qui la vascularisent sont empruntés au rein.

RÉSUMÉ.

Au point de vue macroscopique, les capsules des Téléostéens ne possèdent pas de caractères nets; seul l'examen histologique [1] est susceptible de fournir des notions précises. Ces organes sont constitués par de petites masses nacrées et brillantes, non teintées en jaune, pouvant se trouver soit à la face ventrale, soit (dans la majorité des cas) à la face dorsale des reins; néanmoins on observe une grande latitude dans leur position; leur nombre est également sujet à des variations; on en compte en général deux, néanmoins on peut, dans certains, n'en constater qu'un seul; par contre il existe des animaux qui en présentent un nombre plus considérable (4 à 6).

Au milieu de toutes ces variations, on peut cependant retrouver des rapports constants; quelle que soit la partie des reins avec laquelle les capsules affectent des rapports, celles-ci sont toujours situées au voisinage des gros vasculaires de l'abdomen, en particulier de la veine cardinale : ce sont là des connexions fondamentales qui sont les derniers témoins de l'origine embryologique et qu'on peut constater dans toute la série des Vertébrés; ce n'est même que chez les types les plus élevés, chez l'homme en particulier, qu'on peut constater une légère infraction de cette règle; encore convient-il de remarquer que pour la capsule droite ces rapports sont conservés et que celle-ci est intimement unie à la veine cave.

Il est à peine besoin de faire remarquer que les rapports que la capsule surrénale gauche contracte chez les Mammifères supérieurs

1. Voy. la seconde partie.

avec le rein correspondant n'ont aucune importance au point de vue morphologique. Le fait que dans la série des Vertébrés ces connexions existent indifféremment avec le mésonéphros ou le rein définitif en est une preuve suffisante; le seul rapport qui ait une valeur au point de vue morphologique, c'est celui que les capsules surrénales présentent dans toute la série avec le gros tronc veineux de l'abdomen (veine cave ou veine cardinale).

Rappelons enfin que chez quelques poissons les capsules surrénales sont en rapport avec les organes génitaux; chez tous, par contre, elles reçoivent une quantité considérable de sang, comme c'est d'ailleurs le cas chez les Sauropsidés et les Mammifères.

GANOÏDES

La littérature est extrêmement pauvre en documents sur les capsules des Ganoïdes; cela tient à la rareté des spécimens de ce groupe et aux difficultés qu'on éprouve pour se les procurer.

Le premier renseignement est dû à Stannius qui, dans le Manuel de Siebold et Stannius, se borne à indiquer la présence des glandes surrénales en ces termes : « Les reins des Esturgeons présentent en grand nombre des corpuscules analogues (à ceux des squales), d'un blanc jaunâtre. Ils sont dans ce cas beaucoup plus nombreux et rarement confondus ensemble. [1]» Dans ses recherches sur les Poissons et les Reptiles, Leydig insiste sur l'extension considérable qu'affectent ces organes chez l'Esturgeon : les capsules de ce Ganoïde s'étendent, d'après l'auteur allemand, sur toute la longueur de la cavité générale; en avant, elles sont plutôt disposées de chaque côté de la colonne vertébrale; en arrière, au contraire, elles se rapprochent de la ligne médiane et sont plus volumineuses [2].

Enfin, tout récemment, Chevrel a pu vérifier et compléter sur certains points les descriptions de Leydig.

Les capsules occupent bien la position indiquée par Leydig, mais en outre elles sont en rapport avec le rein : en général elles sont plongées dans sa substance et réparties très irrégulièrement. Mais, fait important, les glandes surrénales sont toujours situées au voisinage des gros troncs vasculaires; le plus souvent, il est vrai, elles

1. T. I, p. 131.
2. Leydig (2), p. 13.

sont sans rapport avec les artères intercostales; en revanche, on les trouve toujours à proximité de la veine cardinale, soit à la face ventrale, soit à la face dorsale de cette dernière.

Les premiers de ces organes commencent à se montrer un peu en avant de l'origine de l'artère cœliaque; les derniers sont situés au voisinage de l'artère mésentérique postérieure. « Leur dimension en longueur varie entre 1 centimètre et plus, et une fraction de millimètre ; leur largeur atteint au plus 2 millimètres... Chez l'esturgeon, on aperçoit encore, vis-à-vis de l'origine de l'artère cœliaque, un corps volumineux; mais il est précédé par une série de corps beaucoup plus petits d'où partent de nombreux filets qui constituent, par leur réunion, les racines du nerf splanchnique. Tous ces corps, grands et petits, ne paraissent renfermer qu'une seule espèce de matière [1]. » Chevrel conclut en exprimant l'opinion que l'ensemble de ces corps a le même rôle que le corps unique que présentent les Élasmobranches.

Résumé.

En l'absence d'une étude histologique [2] suffisamment précise, il serait hasardeux de se prononcer catégoriquement sur la question de l'homologation des organes qui viennent d'être signalés chez l'Esturgeon. Néanmoins remarquons que ces corps affectent vis-à-vis de la veine cardinale des connexions très comparables à celles qu'on constate chez les Téléostéens; dès lors il semble vraisemblable d'admettre que ces organes correspondent à la même série d'organes que les capsules surrénales des Vertébrés supérieurs.

ÉLASMOBRANCHES

Les premières indications relatives aux capsules surrénales des Élasmobranches datent du début de ce siècle.

Retzius indiqua leur présence en 1819 chez un certain nombre de représentants de ce groupe : Squalus glaucus, Squalus acanthacas, Raya clavata, Raya fullonica, et Raya batis; pour cet auteur, il n'y avait pas de doute sur la nature des corps qu'il avait découverts; c'étaient, comme l'indiquait la similitude de coloration et de structure, de véritables capsules surrénales.

1. Chevrel (2), p. 409-410.
2. Le défaut de matériel m'a malheureusement empêché de le faire.

Stannius les décrivit de son côté, mais il est assez difficile de comparer entre elles les observations des deux auteurs précédents. Pour Stannius les capsules surrénales des Squales consistent en effet « en une bandelette étroite d'un jaune d'ocre, située à la face dorsale des reins (il en est du moins ainsi chez les Acanthias). Chez les Raies on trouve sur chaque rein tantôt un corps semblable placé sur les artères, tantôt quatre à cinq corpuscules de même nature (Raya batis), de couleur pareille, d'une consistance assez molle et composés de granules arrondis visibles au microscope [1]. »

Il est assez malaisé de reconnaître dans la description de Stannius les capsules surrénales des Sélaciens; il semble bien faire allusion au corps médian compris entre l'aorte et la veine interrénale [2], ainsi qu'aux corps segmentaires latéraux, mais on ne peut comprendre pourquoi il ne signale pas le nombre considérable de ces derniers; pourtant c'est là un fait qui frappe l'observateur dès le début.

Leydig donna une impulsion nouvelle à la question en faisant valoir à l'appui de ses descriptions anatomiques des arguments tirés de l'histologie. C'est ainsi qu'il démontre que, chez la Chimère, les prétendus cœurs axillaires sont d'une tout autre nature que celle qui leur avait été précédemment assignée.

A l'appui de cette opinion, Leydig fait valoir les raisons suivantes, fondées sur l'examen de la structure histologique; en effet en étudiant au microscope les cœurs axillaires de la Chimère, Leydig montre que par leur constitution intime ceux-ci se rapprochent sensiblement des capsules surrénales des Vertébrés supérieurs. Le grand naturaliste, il faut le reconnaître, avait été précédé dans cette voie par Giltag et Remak, mais c'est lui qui le premier, en appliquant le microscope à cette question, la fit entrer sur un terrain vraiment scientifique; Stannius et Béraud, d'autre part, en faisaient un ganglion sympathique.

Leydig étendit ses observations à différents autres représentants de la classe des Sélaciens et crut pouvoir conclure de ses recherches que les corps en question présentaient toutes les particularités des capsules des Mammifères; en effet :

1° Les corps des Élasmobranches et les glandes surrénales des

1. Siebold et Stannius, t. II, p. 131.
2. D'après la nomenclature de Chevrel.

Mammifères sont constitués par des vésicules closes remplies de noyaux et de cellules;

2° Tous deux sont très riches en vaisseaux;

3° Tous deux sont en rapport avec le système sympathique. Dès lors, on doit admettre que les capsules surrénales sont une partie intégrante du sympathique.

En outre on constate que le parenchyme surrénal, qui atteint son maximum de condensation chez les Vertébrés supérieurs, se résout au contraire chez les Élasmobranches en un grand nombre de petits corps isolés.

Pour ce qui est du corps impair (Torpille, Raie, etc.), Leydig déclare que sa structure histologique (cet organe ne renferme pas de vésicules dont la présence est caractéristique pour cet auteur) ne permet pas de l'assimiler aux capsules surrénales des mammifères; il le considérerait plutôt comme un organe analogue aux masses graisseuses qui sont appendues aux reins des Amphibiens.

Mais, un an après, l'étude anatomique et histologique des capsules des Reptiles modifie complètement les idées de Leydig. Avec une franchise qui l'honore, cet auteur revient sur l'opinion exprimée dans son mémoire sur les Raies et les Squales : c'est à tort qu'il a exclu des capsules surrénales les masses jaune d'ocre impaires qui chez les Élasmobranches sont comprises entre l'artère et la veine interrénale; cette distinction reposait cependant sur une observation exacte : ces corps sont bien en réalité uniquement composés de graisse et de noyaux, mais l'observation des Reptiles montre que les capsules passent insensiblement dans la masse jaune adipeuse des reins; par conséquent il convient de considérer comme appartenant à une même série d'organes les deux espèces de corps (pairs et impairs) qu'il avait décrits l'année précédente chez les Squales et chez les Raies. En outre il y a homologie entre les capsules des Poissons cartilagineux et des Reptiles d'une part, et celles des Mammifères d'autre part. La substance corticale des glandes surrénales de ces derniers correspond aux masses colorées et plus ou moins compactes qui constituent les capsules chez les Poissons et chez les Amphibiens; chez tous ces êtres d'ailleurs le contenu des vésicules peut se réduire à des globules graisseux mêlés à des noyaux. Quant à la portion sympathique qui prend part à la formation de la capsule, sa présence est constante : ses connexions toutefois présentent une intimité variable dans les diverses classes.

Dans son ouvrage sur le système urogénital des Plagiostomes, Semper se borne à confirmer les résultats obtenus par Leydig en se basant à la fois sur les faits anatomiques et embryologiques. Ses observations anatomiques mettent encore plus nettement en évidence que ne l'avait fait Leydig la disposition segmentaire des capsules. Cet auteur considère comme démontré que les deux espèces de corps qui existent chez les Sélaciens appartiennent à un seul et même système.

Au cours de ses études sur le développement des Élasmobranches, Balfour a eu l'occasion d'étudier ces mêmes organes; ses résultats toutefois diffèrent sensiblement des conclusions auxquelles s'était finalement arrêté Leydig. Tout d'abord l'auteur anglais commence par distinguer les deux séries de corps antérieurement décrits; il propose d'appeler corps interrénal[1] (interrenal Body) la masse jaune d'ocre comprise entre l'aorte et la veine interrénale, et corps suprarénaux (suprarenal Bodies) les masses globuleuses disposées segmentairement sur le trajet des artères intercostales.

Au point de vue purement anatomique, Balfour confirme les descriptions de Leydig et de Semper; mais il fait une étude beaucoup plus approfondie que ces auteurs de la structure intime. Pour l'embryologiste anglais, les corps suprarénaux sont limités par une capsule fibreuse qui envoie des septa à l'intérieur, de sorte que l'organe est divisé imparfaitement en une série d'alvéoles ou de lobes; les nombreux vaisseaux que renferment ces corps y pénètrent en cheminant à l'intérieur des septa conjonctifs. En général, le parenchyme surrénal se laisse aisément différencier en une substance corticale et une substance médullaire.

La substance corticale est formée par des cellules columnaires irrégulières, mesurant en moyenne 30 μ; la substance médullaire est plus ou moins distinctement divisée en alvéoles et est constituée par des cellules irrégulièrement polygonales atteignant au maximum 21 μ.

Ces deux sortes de cellules présentent des points de ressemblance : leur protoplasma a une coloration foncée qui donne au corps suprarénal sa coloration caractéristique; de plus leurs noyaux sont petits relativement au volume du cytoplasme : en effet ils ne mesurent guère plus d'une dizaine de μ. Ces dispo-

1. Remarquons que Balfour émet le doute que le corps impair étudié par Leydig corresponde bien en réalité à son corps interrénal.

sitions sont surtout manifestes dans la région moyenne; dans la région antérieure, il est plus difficile d'établir une ligne de démarcation entre les substances corticale et médullaire.

Pour Balfour, la caractéristique anatomique de ces organes consiste dans leurs rapports avec les ganglions sympathiques : en effet les tissus glandulaires et nerveux sont intimement unis l'un à l'autre. Au point de vue embryologique, Balfour pense que les corps suprarénaux dérivent des ganglions sympathiques.

Corps interrénal. — Ce corps est également enveloppé dans une tunique propre qui envoie des septa à l'intérieur de la masse; celle-ci est comme les corps pairs divisée en lobes ou alvéoles assez nettement délimités. Les cellules qui composent les lobes ont une forme polygonale et elles sont surchargées d'une telle quantité de gouttelettes huileuses que leur étude sur du matériel fixé est assez difficile. Le cytoplasme est granuleux; il mesure en moyenne 15 μ; le noyau est relativement volumineux (12 μ). Comme dans les corps suprarénaux, les septa conjonctifs donnent passage à un riche réseau capillaire : « Au premier abord il semble exister une ressemblance dans la structure des tissus des corps suprarénaux et du corps interrénal, mais quand on se livre à un examen plus attentif on constate que la ressemblance se borne à la présence de septa conjonctifs qui dans les deux organes divisent le parenchyme en lobules[1]. » Il existe en effet de nombreuses différences entre ces deux organes. Dans le corps interrénal, le parenchyme est homogène et n'est pas divisé en deux couches distinctes; en outre les cellules qui le constituent sont beaucoup plus volumineuses que celles des corps pairs.

Aussi, Balfour conclut-il de la façon suivante : l'embryologie et l'anatomie sont d'accord pour prouver que les corps suprarénaux et interrénal n'appartiennent pas à un même système. Toutefois il est impossible de résoudre d'une manière définitive la question de l'homologation de ces corps avec les capsules surrénales des vertébrés. Balfour cependant pencherait à admettre que les corps suprarénaux du Scyllium sont les homologues des capsules surrénales des Mammifères. A l'appui de cette hypothèse, il fait valoir nombre d'arguments tirés soit de la similitude des connexions avec le système sympathique, soit des ressemblances structurales.

1. Balfour (2), p. 475.

Actuellement, il semble que les découvertes récentes des embryologistes, qui ont mis en lumière la part que prend le système sympathique dans la formation des capsules surrénales des Mammifères, plaident dans le sens de l'opinion soutenue par Balfour.

Néanmoins Chevrel, qui s'est longuement occupé de cette question, oppose de nombreuses critiques à cette manière de voir : en particulier il prétend que l'aspect lobulaire des corps suprarénaux est uniquement dû à la forme mamelonnée de l'organe et que les vésicules n'existent pas en réalité et qu'il est impossible de voir aucun filet nerveux se rendre au parenchyme; toutefois il ne nie pas la présence de nombreux éléments sympathiques au sein de l'organe. Aussi cet auteur ne pense-t-il pas que ces corps soient assimilables aux capsules surrénales des Mammifères. En effet, ils ne renferment pas de vésicules closes, et leurs rapports avec le sympathique ne sont pas aussi intimes qu'on a pu le croire; seules leurs connexions avec le système artériel sont indéniables.

Quant au corps interrénal, Chevrel affirme qu'il ne « reçoit jamais du système sympathique aucun filet nerveux et que sa substance n'entoure ni ganglions ni cellules sympathiques ». Et, ce qui est plus surprenant, il nie l'existence des cellules telles que Balfour les a décrites; ce que ce dernier « prenait pour les contours des cellules appartient au stroma conjonctif du corps[1] ». Aussi Chevrel croit-il prudent de réserver son opinion. Je n'ai pas encore eu l'occasion d'étudier la structure histologique de ces corps; j'ai dû me borner à les décrire et à les figurer au point de vue anatomique.

Ce qui frappe tout d'abord l'observateur c'est le nombre considérable des corps suprarénaux; il existe d'ailleurs à ce point de vue des variations spécifiques et même individuelles très étendues.

Chez *Scyllium catulus*, Cuv. (tel que celui qui est représenté au n° 14 de la Pl. III), ces organes sont représentés par 18 à 20 paires de petits corps globuleux qui présentent tous le caractère commun d'être situés sur le trajet des artères intercostales ou tout au moins sur une branche artérielle émanée de ces dernières; en outre, ils sont également tous en rapport plus ou moins intime avec un des gros troncs veineux de l'abdomen. Ce sont là des points de repère précieux qui permettent de découvrir rapide-

1. Chevrel (1), p. 34.

ment ces organes; il suffit en disséquant de suivre ces vaisseaux pour trouver sans peine les corps suprarénaux.

Le premier de ces organes mérite une description spéciale; c'est de beaucoup le plus volumineux; il est constitué par une languette irrégulièrement oblongue et orientée obliquement par rapport à l'axe longitudinal du corps de façon à dessiner avec son congénère un V ouvert à sommet dirigé en arrière; il est situé de chaque côté de l'œsophage postérieurement à l'artère axillaire; celle-ci émet un rameau à peu près perpendiculaire qui traverse le corps suprarénal dans presque toute sa longueur. Le fait que dans cette région il n'existe pas d'artères intercostales et que dans les métamères suivants ces organes sont régulièrement répartis, ont conduit certains auteurs (Chevrel entre autres) à considérer ce premier corps suprarénal comme le résultat de la fusion d'un certain nombre de corps. Le sang veineux lui est abondamment fourni par le sinus de Monro à la paroi dorsale duquel il est accolé.

Les corps suprarénaux suivants sont représentés par des petites masses (1 à 4 millimètres) irrégulièrement arrondies dont le volume diminue progressivement d'avant en arrière; mais en aucun cas je n'ai constaté l'aspect en forme de cœur figuré par Chevrel. En général ces organes sont disposés sur le trajet d'une artère intercostale; néanmoins il arrive assez fréquemment qu'ils sont situés à l'extrémité soit d'un de ces vaisseaux (tel est le cas du cinquième corps à droite), soit d'une branche secondaire (par exemple le quatrième corps à gauche). Tous sont d'ailleurs plus ou moins voisins de la veine interrénale.

Sur un Squale d'une autre espèce (*Scyllium stellare*, Schn.) que j'ai pu disséquer, les dispositions étaient très comparables; les corps suprarénaux se présentaient avec les mêmes caractères au nombre de vingt paires.

Quant au corps interrénal, il est formé par une masse aplatie plus ou moins longue (4 à 6 centimètres) qui s'étend entre l'artère aorte et la veine interrénale dans la portion postérieure de la cavité viscérale; il se compose soit d'un seul, soit de deux (ou même davantage) fragments : tel est le cas représenté fig. 14, pl. III.

Chez les Raies et chez les Torpilles, les corps suprarénaux présentent une diminution caractéristique de leur nombre qui ne dépasse guère 10; mais chez ces animaux on retrouve dans leurs traits essentiels les dispositions signalées chez les Squalides.

Chez les Torpilles (*Torpedo Narke*, Bonap., *T. nobiliana*, Bonap.), le premier corps suprarénal [1] se fait tout d'abord remarquer par sa petitesse, c'est à peine s'il est plus volumineux que les suivants [2]; en outre il diffère du même organe des Squales par sa position : ici en effet il est directement accolé au tronc même de l'artère axillaire. Les autres corps sont globuleux et au nombre de quatre à cinq paires; ils sont plus intimement accolés aux reins que chez les Squales; en effet il suffit ici de détacher ces organes pour entraîner avec eux les corps suprarénaux; mais comme dans le sous-ordre précédent ils sont situés sur le trajet d'une artère intercostale et au voisinage plus ou moins immédiat de la veine rénale; le premier corps gît à la face dorsale du sinus de Monro.

Le corps interrénal est globuleux, ramassé sur lui-même; il est situé, comme on peut le voir sur la figure 5, pl. III, entre l'aorte et les veines rénales, à l'extrémité postérieure du rein; quel que soit le côté par lequel on le regarde, il est toujours masqué en partie par un de ces vaisseaux; en général il est légèrement asymétrique; en tout cas il se distingue par sa teinte jaune doré.

Sur la figure 15 j'ai représenté un corps interrénal unique, mais sur deux spécimens (de Torpedo Narke) j'ai pu voir qu'il existait le long de l'aorte et à la surface dorsale du rein, dans un cas deux et dans l'autre trois masses entièrement comparables par leur coloration et leur aspect à l'organe en question; ces faits semblent être d'ailleurs assez fréquents et concorder avec ceux signalés par Leydig chez les raies et par Chevrel chez plusieurs autres Élasmobranches.

RÉSUMÉ.

Les homologies des corps suprarénaux et interrénal des Sélaciens avec les capsules surrénales des Mammifères ne sont pas encore complètement élucidées : toutefois l'opinion de Balfour qui tendrait à ranger dans la même série d'organes les corps suprarénaux des Élasmobranches et les capsules surrénales des Mammifères semble la plus vraisemblable; d'ailleurs les connexions vasculaires de ces corps et leur proximité vis-à-vis des organes génitaux déposent dans ce sens.

1. C'est vraisemblablement ce corps que Wagner a voulu représenter sous le nom de Nebenniere, Pl. XXII, fig. 31, en *c*; mais il le rattache au rein par un tractus dont il est difficile de déterminer la nature.

2. Sur des exemplaires mesurant au total 30 centimètres, il mesure 12 millimètres sur 5 millimètres environ.

En tout cas, il existe chez les Poissons cartilagineux deux séries d'organes : 1° une série de corps suprarénaux (une vingtaine environ chez les Squalides) disposés segmentairement sur le trajet des artères; et 2° un corps interrénal coloré en jaune situé sur la ligne médiane au contact de l'artère aorte.

Tous ces organes présentent d'ailleurs des rapports plus ou moins intimes avec les troncs vasculaires de l'abdomen.

MARSIPOBRANCHES

L'existence des capsules surrénales chez les Marsipobranches n'a pas été démontrée jusqu'à présent d'une manière irréfutable; d'ailleurs la bibliographie est à ce point de vue extrêmement pauvre.

En tout cas, c'est à Johannes Muller (1845) que revient le mérite d'avoir le premier attiré l'attention sur ce point. L'illustre savant a décrit chez la Myxine, en arrière des branchies et de part et d'autre du cœur, des glandes spéciales disposées à peu près symétriquement. Retzius pensait qu'il s'agissait là d'organes urinaires; mais, comme le fait observer Muller, l'absence de conduit excréteur s'oppose à cette interprétation; en outre le microscope montre qu'il s'agit de « glomérules de cellules épithéliales ». Ces faits suggérèrent à Muller une opinion toute différente de celle émise par Retzius. « Ich halte, dit Muller, diese Organe fur die Nebennieren; sie sind jedenfalls Drusen ohne Ausfuhrungsgang [1] », et il crut retrouver leurs homologues chez les Ammocètes sous forme de masses mamelonnées situées au voisinage des troncs veineux antérieurs.

Dans son grand mémoire publié en 1846, Ecker reproduit les descriptions précédentes et se borne à dire que chez les Lamproies la présence des capsules surrénales n'a pas été nettement prouvée; toutefois, dans une note, il indique que chez Petromyzon marinus il a trouvé un organe que tout d'abord il assimilait aux capsules surrénales; mais il termine en disant que « Die microscopischen Bestandtheile sprechen nicht dafür, dass dies die Nebennieren sind[2] ». Il se propose d'ailleurs de reprendre l'étude de cette question à la prochaine occasion; malheureusement il n'en fut rien.

1. Muller, p. 7.
2. Ecker (1), p. 32, note.

J'ai pu retrouver chez *Petromyzon marinus*, L., les corps signalés[1] par Ecker; ce sont deux masses irrégulières mesurant dans leur plus grande largeur 10 millimètres, dont l'aspect pancréatiforme rappelle assez exactement les capsules des Batraciens. Elles occupent une position qui me semble être celle des glandes décrites par Muller chez la Myxine.

En tout cas, ces deux organes sont situés en arrière des branchies, de part et d'autre de la ligne médiane, à la hauteur du péricarde cartilagineux. L'aspect de ces glandes n'a, il faut le reconnaître, rien de caractéristique; ce sont des masses irrégulières, jaunâtres, parsemées de taches pigmentaires; néanmoins elles affectent des connexions constantes qui permettent de les trouver facilement; il faut fendre la face ventrale de la veine cardinale à la hauteur du cœur et écarter les deux lambeaux. Les glandes apparaissent alors au travers de la paroi vasculaire, entre la veine cardinale[2] et l'artère aorte; d'ailleurs grâce à leur coloration jaunâtre elles se détachent assez nettement sur le fond sombre des tissus environnants.

Au point de vue histologique, cet organe se montre constitué par une série d'acini tapissés par un épithélium columnaire et pourvus d'une lumière; en outre il existe quelques cellules pigmentaires éparses çà et là.

Le matériel que j'ai eu à ma disposition ne me permet pas de me prononcer catégoriquement; remarquons cependant que si on compare au point de vue histologique cette glande avec la capsule des Téléostéens (telle que je l'ai décrite, voy. plus bas), on est immédiatement tenté de considérer ces deux corps comme appartenant à la même série d'organes. En tout cas, chez les Téléostéens et les Cyclostomes on est en présence de cylindres creux tapissés par un épithélium columnaire; mais, je le répète, ce ne sont là que des présomptions et non des preuves en faveur de l'homologie de ces glandes.

Résumé.

Chez les Cyclostomes, il existe en arrière des branchies de part

1. Owen, t. I, p. 542, ne parle que d'un seul corps impair situé entre la veine cardinale et l'artère aorte et qui ne présenterait pas la structure des capsules surrénales des Mammifères; mais il est difficile de savoir ce que désigne ainsi l'anatomiste anglais, car Ecker (et moi-même j'ai vérifié le fait) décrit deux glandes.

2. La glande adhère intimement à la veine cardinale et il est difficile de la séparer de ce vaisseau sans la détériorer.

et d'autre du cœur des glandes particulières en rapport intime avec l'artère aorte et la veine cave; mais on ne peut décider s'il s'agit là d'organes assimilables aux capsules surrénales des Mammifères.

DEUXIÈME PARTIE

HISTOLOGIE PHYSIOLOGIQUE

Au commencement de ce mémoire, j'ai indiqué les raisons qui m'ont engagé à étudier au point de vue de l'histologie physiologique les capsules surrénales; ici, je me bornerai simplement à rappeler que mes recherches ont été inspirées par les travaux des physiologistes et que je n'ai eu d'autre but que de définir le plus exactement possible le substratum anatomique des phénomènes de sécrétion dont la glande surrénale est le siège. Je reviendrai plus loin sur les motifs qui m'ont fait choisir comme matériel d'études les Téléostéens.

TECHNIQUE.

Les préparations les plus instructives m'ont été fournies par des pièces fixées aux liquides de Flemming (mélange fort), de Lindsay et de Zenker.

Le matériel ainsi traité a servi soit à des dissociations, soit à des coupes qui, après inclusion dans la paraffine ou dans le collodion (méthode de Mathias Duval), ont été débitées au moyen des microtomes de Minot et de Thoma. Dans certains cas, où je me préoccupais des réactions microchimiques, j'ai utilisé l'ingénieux dispositif imaginé par Berdal pour la pratique des coupes par congélation au chlorure d'éthyle.

J'ai particulièrement à me louer des méthodes de coloration d'Henneguy (safranine), de Biondi-Ehrlich et de Benda; j'ai en outre employé l'hématoxyline, l'hématéine, la thionine et l'éosine; enfin dans certains cas le carmin aluné (méthode de Retterer) m'a fourni d'utiles indications.

Le véhicule dans lequel j'ai monté mes coupes a été en général le baume de Canada au xylol; parfois j'ai eu cependant recours à la glycérine.

A ce propos, je me fais un devoir de remercier pour tous leurs conseils mes excellents amis P. Fabre-Domergue et E. Biétrix; c'est à eux que je dois ce que je sais de la technique histologique. Je ne puis non plus oublier les précieux enseignements de MM. les professeurs Weigert (Francfort-sur-le-Mein), Flemming (Kiel) et Ehrlich (Berlin).

Histologie physiologique.

A ma connaissance, Ecker est le seul auteur qui ait étudié d'une manière approfondie les glandes surrénales des Téléostéens; ses observations ont porté en particulier sur le Saumon, le Brochet, et deux espèces de Cyprins.

Ce savant a eu le grand mérite de reconnaître que les capsules des Poissons osseux sont composées d'une série d'utricules glandulaires (Drusenschlaüche) enveloppées dans un réseau conjonctif commun; il a décrit ces utricules, il les a isolées, il les a mesurées, mais l'imperfection de la technique usitée à cette époque l'a empêché d'étudier fructueusement la constitution des éléments cellulaires. L'anatomiste allemand, en effet, n'avait guère à sa disposition que deux moyens d'investigation : les dissociations et les examens par transparence; les teintures histologiques étaient inconnues alors; les deux réactifs à peu près uniquement employés étaient l'acide acétique et la potasse. Aussi n'est-il pas surprenant qu'Ecker n'ait pu acquérir que des notions tout à fait imparfaites sur la structure fine de ces organes; il se borna, en dissociant la glande, à constater l'existence de particules grasses, de noyaux et de quelques cellules nucléées [1], sans pouvoir cependant fournir la moindre indication sur l'agencement de ces diverses parties; d'ailleurs il décrit et figure les cellules nucléées comme des éléments presque sphériques et il pense qu'elles remplissent complètement la cavité de l'utricule glandulaire. Comme nous le verrons bientôt, cette description comporte des erreurs et des lacunes qu'une technique mieux appropriée permet d'éviter ou de combler.

Matériel d'études. — Comme matériel d'études je me suis spécialement adressé à l'Anguille; ce n'est pas que la glande surrénale de celle-ci présente des dispositions particulièrement favorables au point de vue histologique; nombre d'autres Téléostéens (Congre,

1. Celles-ci sont figurées n° 13.

Carpe, Tanche, Cyprin, Morue, Merlan, Brochet, etc.), en effet, sont sensiblement construits sur le même plan.

Si j'ai choisi l'anguille, c'est uniquement pour des raisons de commodité matérielle et expérimentale : tout d'abord ce poisson est peu coûteux, facile à se procurer et à conserver dans les laboratoires ; ensuite, par suite de leur position à la face ventrale des reins, les capsules [1] sont facilement accessibles ; enfin la résistance vitale de l'anguille constitue un avantage non négligeable pour l'expérimentateur.

I. — La glande surrénale a l'état normal.

Description générale. — La glande surrénale de l'anguille est entièrement constituée par une série de cylindres [2] clos dont les dimensions en somme fort variables sont comprises entre 1/10 et 1/4 de millimètre. On peut déjà reconnaître l'existence de ces cylindres en examinant à un faible grossissement une capsule entière, mais c'est sur les coupes que cette étude est naturellement la plus avantageuse. On constate alors que leurs formes sont extrêmement variables ; d'une façon générale on doit admettre que ce sont des corps arrondis, assez allongés ; néanmoins quelques-uns sont plutôt polyédriques. Tous les cylindres sont séparés les uns des autres par des septa conjonctifs à l'intérieur desquels circulent de nombreux vaisseaux sanguins et lymphatiques. L'ensemble est enveloppé dans une membrane résistante constituée par des fibres lamineuses, de laquelle émanent les lames intra-capsulaires précédemment indiquées.

Cylindres surrénaux. — Examinés à un grossissement moyen, les cylindres se présentent sur les coupes comme une série de canaux irréguliers possédant une lumière centrale (*l*, fig. 1, pl. IV). Sur du matériel traité suivant la méthode de Benda, l'aspect est caractéristique : les septa conjonctifs ainsi que les parois vasculaires se détachent en vert et dessinent un réseau dont les mailles sont bordées par un liséré rouge limitant un espace libre ; d'ailleurs, comme chez les Mammifères les cylindres ne semblent pas posséder de

1. C'est là, comme je l'ai indiqué, une disposition assez rare ; voyez la description anatomique des capsules de l'anguille.

2. J'emploierai constamment cette expression « cylindre surrénal », proposée en 1856 par Kolliker pour désigner les Drusenschläuche d'Ecker ; elle est d'ailleurs la plus usitée actuellement.

membrane propre, elles ne sont limitées que par les septa conjonctifs ou encore par les parois des vaisseaux interposés.

Cellules du cylindre. — L'emploi des forts grossissements fait voir que la surface interne des cylindres est tapissée par des cellules disposées en général à l'état normal sur une seule rangée; ce sont des éléments columnaires, mesurant en moyenne 15 à 20 μ. Sur des pièces traitées par la méthode de Benda, la plupart d'entre elles (c_1, fig. 2, pl. IV) se montrent constituées par un protoplasma jaunâtre finement granuleux, renfermant un noyau bien développé (5 à 6 μ), à l'intérieur duquel se trouve un gros nucléole fixant intensivement la safranine; tel est l'aspect sous lequel se présentent le plus grand nombre des éléments qui constituent le cylindre surrénal.

Évolution des cellules. — A côté de ces formes, il existe toute une série de cellules un peu plus volumineuses dont le cytoplasme tend à devenir sphérique (fig. 2, c_2); en même temps leur protoplasma devient progressivement plus clair et il est parsemé de granulations qui se colorent plus ou moins énergiquement en vert (coloration de Benda); l'élection du noyau pour la safranine est également diminuée; on constate ces éléments soit à la périphérie, soit encore (et c'est là le cas de beaucoup le plus fréquent) dans les parties centrales du cylindre; quelques-unes occupent la lumière centrale.

A côté de ces éléments, en somme peu modifiés, il en existe d'autres dans la cavité du cylindre qui présentent à un degré plus accusé encore les caractères que nous venons de signaler; le noyau s'atrophie de plus en plus, les limites de la cellule s'effacent et finalement le centre de la cellule est occupé par un magma parsemé de noyaux.

Planche IV, figure 2, j'ai représenté à un fort grossissement plusieurs de ces cylindres; on les voit séparés les uns des autres par du tissu conjonctif et des vaisseaux (*v.*); leurs surfaces internes sont tapissées par les différentes formes de cellules qui ont été déjà décrites; parmi celles-ci on constate la présence d'éléments presque sphériques à protoplasma clair; le centre du cylindre est occupé par des cellules désagrégées.

Dans certains cas particulièrement favorables, le magma qui occupe le centre du cylindre est en quantité considérable et sa régression est beaucoup plus accentuée; un cas de ce genre est

figuré au n° 3 de la planche IV; les cylindres surrénaux sont alors tapissés par des cellules surbaissées sans limites bien distinctes; quant à la lumière centrale, elle est remplie par une masse amorphe, floconneuse, parsemée de noyaux à divers états de régression, qui s'est légèrement rétractée sous l'action des réactifs.

Sécrétion. — Le fait qu'il existe des transitions insensibles entre le magma qui occupe la lumière du cylindre et les différentes formes cellulaires que celui-ci renferme amène à penser que les cellules surrénales évoluent de telle sorte qu'elles finissent par se transformer en une masse particulière s'accumulant dans la cavité centrale; en un mot, que le cylindre surrénal est le siège d'une sécrétion se révélant par des processus histologiques.

II. — Hypertrophie compensatrice.

Afin de démontrer la réalité de ces phénomènes, j'ai cru devoir recourir à la méthode expérimentale. En effet, si la capsule est bien réellement le siège d'une sécrétion, on doit consécutivement à l'ablation d'une des glandes constater une hypertrophie correspondante de l'organe laissé en place; c'est là une preuve physiologique indiscutable du rôle qu'un organe est appelé à jouer dans l'organisme.

Manuel opératoire. — L'anguille constitue pour de telles expériences l'animal de choix, comme je l'ai indiqué précédemment; ce Poisson est un des rares Téléostéens dont les capsules soient situées à la face ventrale des reins; il résulte naturellement de ces dispositions de grandes facilités pour l'expérimentateur.

Chez le Congre, la topographie des capsules offre à la vérité les mêmes avantages, mais ce poisson est loin de posséder la très grande résistance aux traumatismes de l'anguille.

Au contraire, chez les autres Poissons, les opérations sur les capsules exigeraient de tels délabrements qu'il serait extrêmement difficile, peut-être même impossible, d'obtenir une survie de quelque durée; ces inconvénients techniques seraient en outre compliqués par la sensibilité très grande des autres Poissons[1]. En effet il faudrait ouvrir largement l'abdomen, écarter tous les viscères et décoller le rein sur une étendue considérable pour mettre à nu les glandes surrénales; les hémorragies qui ne manqueraient pas de se produire

1. A l'exception peut-être de la carpe et de la tanche.

au cours de ces manœuvres pourraient causer la mort de l'animal; en tout cas elles entraîneraient une perte considérable de sang.

Pour ma part, voici comment je procède : l'anguille est confiée aux mains d'un aide qui s'efforce de la contenir en la serrant de part et d'autre de l'anus dans un linge sec afin d'éviter que l'animal ne glisse. La peau est alors aussi soigneusement que possible désinfectée [1] avec la solution phéniquée à 1/100; les instruments et les mains sont également rendus aseptiques; mais l'emploi des antiseptiques [2] doit être absolument proscrit lorsque les tissus sont mis à nu.

La peau est incisée sur une longueur de trois centimètres, de part et d'autre de l'anus, qui constitue un point de repère commode pour la recherche des capsules; l'incision préanale est médiane; l'autre est menée latéralement de façon à épargner l'anus; les lèvres de la plaie sont maintenues béantes avec de petits écarteurs de Farabeuf. On rejette alors sur le côté le tube digestif; puis on procède à la dénudation du rein à petits coups de sonde cannelée afin d'éviter les hémorragies autant que possible; la capsule est alors arrachée avec une petite pince courbe.

Le sang qui a pu s'écouler étant épongé, la plaie est recousue et recouverte d'une couche de collodion riciné de façon à éviter autant que faire se peut la macération des tissus; en procédant de cette façon, on parvient à obtenir des cicatrisations très satisfaisantes.

L'opération est en somme pratiquée chez l'Anguille avec très peu de lésions; en outre, par suite de l'éloignement de la chaîne sympathique, on n'a pas à craindre que de ce côté des traumatismes viennent compliquer les résultats.

Expériences. — *Expériences I et II.* — Anguilles pesant 227 et 305 grammes; capsules gauches extirpées le 25 novembre 1895; tuées en parfaite santé le 11 mars 1896.

Expérience III. — Anguille pesant 265 grammes; capsule gauche extirpée le 25 novembre 1895; l'animal est encore en parfaite santé le 25 mai 1896.

Expérience IV. — Anguille pesant 305 grammes. Capsule gauche extirpée le 25 décembre 1895. L'animal semble en bonne santé jusqu'au 15 janvier 1896; à partir de cette date, il devient moins vif et

1. Le mucus sécrété par la peau constitue à ce point de vue un obstacle sérieux.
2. En particulier l'acide phénique.

le 25 janvier je constate que les téguments sont boursouflés en différents points; ces tuméfactions ont une consistance gélatineuse; l'animal ne se rétablit pas et meurt le 21 février 1896, c'est-à-dire 88 jours après l'extirpation de la capsule. L'autopsie est pratiquée immédiatement après la mort : les viscères ne présentent pas de lésions apparentes; seul le foie est le siège de petites hémorragies. La peau est gangrenée en différents points.

Les boursouflures sous-cutanées signalées plus haut sont incisées et au moyen d'une pipette j'en retire quelques gouttes d'un liquide blanchâtre, mucilagineux et filant. Les frottis sur lame fixent intensivement le bleu de méthylène et la thionine. En outre cette substance est insoluble dans l'eau, l'alcool et l'éther, soluble dans les alcalis; précipitée de ses solutions alcalines par l'acide acétique à 1 0/0 et insoluble dans un excès de ce dernier. Il semble qu'il s'agit ici de mucine.

Expérience V. — Anguille pesant 250 grammes; capsule droite extirpée le 25 décembre 1895; l'animal supporte remarquablement bien l'opération; sa plaie se cicatrise en 20 jours; il est sacrifié le 11 février 1896.

Expériences VI et VII. — Anguilles pesant 320 et 345 grammes; extirpation de la capsule surrénale droite le 14 avril 1896. Les animaux sont actuellement en parfaite santé apparente [1].

A l'autopsie des animaux opérés, la capsule laissée en place se retrouve sans peine, car la réaction inflammatoire est peu importante; dans tous les cas le matériel est traité comme il a été indiqué au début de la deuxième partie.

Résultats. — *Augmentation de volume.* — Un fait frappe tout d'abord, c'est l'augmentation de volume macroscopique de l'organe; celle-ci est sensible, comme on peut s'en rendre compte en comparant les deux figures 1 et 4, planche IV, qui représentent les deux plus grandes coupes des capsules droite et gauche de l'anguille II; le volume inconstant des capsules chez les différents individus empêche de donner à cet égard des chiffres précis.

Modifications vasculaires. — Sur les coupes examinées à un faible grossissement, on est frappé par l'intervalle considérable qui sépare les cylindres les uns des autres; cette modification est due à l'ac-

1. Je ne fais pas figurer ici trois anguilles qui sont mortes dans les quatre jours qui ont suivi l'opération; ce résultat n'est imputable qu'à l'intervention; d'ailleurs à l'autopsie j'ai pu constater l'existence d'une seconde capsule.

croissement de volume des vaisseaux dont le diamètre est maintenant le double ou le triple de ce qu'il était à l'état normal (comparez les figures 1 et 4); en certains points même l'augmentation du calibre des vaisseaux est encore plus considérable. Sur la figure 4, on peut facilement se rendre compte de ces dispositions : les vaisseaux réservés en blanc dessinent autour des cylindres un large réseau; en outre ils se dilatent par places et forment des sortes de lacs sanguins (fig. 4).

Modifications cellulaires. — Les modifications les plus instructives ont leur siège dans les cellules qui constituent le cylindre. A l'état normal, ces éléments sont disposés sur une seule couche et leur hauteur ne dépasse guère 15 à 20 μ. L'aspect est tout autre sur les coupes provenant des animaux auxquels on a extirpé une des deux capsules.

L'assise cellulaire a presque doublé de hauteur; par suite la lumière centrale est plus petite; au lieu d'une seule rangée de noyaux, on en constate deux et parfois trois; en nombre de points on voit des groupes de cellules qui viennent faire saillie dans la lumière du cylindre (fig. 5, pl. IV, l_2). En outre un examen plus attentif montre qu'on peut suivre un même élément depuis la paroi des vaisseaux jusqu'à la limite de la cavité centrale; il s'agit alors de cellules volumineuses atteignant presque le double (35 μ) de la hauteur normale. Leur cytoplasme est granuleux et renferme un gros noyau dans lequel existe un nucléole qui est plutôt plus volumineux et encore plus coloré par les teintures histologiques nucléaires qu'à l'état normal.

Ces éléments sont en contact par leur extrémité centrale avec une masse amorphe très comparable à celle qui occupe la cavité du cylindre à l'état normal; cependant je dois signaler à ce point de vue quelques différences. Tout d'abord, les limites des cellules et du magma sont beaucoup moins distinctes; en second lieu, le magma peut se composer soit d'une masse parsemée de noyaux (et c'est là ce qu'on observe le plus fréquemment), soit d'une collection détritique amorphe dont l'aspect est très analogue à celui des coagula qui occupent les tubuli du rein. En tout cas, on n'observe que très rarement des noyaux conservant encore à peu près intacte leur structure normale, comme c'est le cas chez des animaux non opérés. La plupart du temps, on ne constate, après extirpation d'une capsule, que des masses dont la transformation est très avancée, de

telle sorte qu'il semble légitime d'admettre dans ces conditions une métamorphose régressive plus rapide des produits excrétés.

Le plus habituellement, ceux-ci se présentent sous l'aspect d'une masse amorphe plus ou moins granuleuse telle que celles représentées en l_1 figure 5; parfois cependant il existe au sein du magma des noyaux épars par-ci par-là; enfin on peut, mais cela est extrêmement rare, y constater la présence de quelques hématies.

Hypertrophie compensatrice. — De l'ensemble des faits qui précèdent, on est en droit de conclure qu'à la suite de l'extirpation d'une des glandes surrénales, l'organe laissé en place subit une hypertrophie compensatrice.

Stilling avait déjà observé des faits analogues chez le lapin [1]. A la suite de l'extirpation de la capsule surrénale gauche [2] ou de la ligature de ses vaisseaux, cet auteur a constaté dans la glande intacte les modifications suivantes : le volume de la capsule présente une augmentation sensible [3] et les karyokinèses sont plus fréquentes qu'à l'état normal.

Toutefois il convient de remarquer que la très intéressante observation de H. Stilling est limitée à l'augmentation macroscopique de volume, à la multiplicité anormale des karyokinèses, à la pigmentation, etc. Ce savant n'avait pas réussi à démontrer directement la suractivité fonctionnelle de la glande surrénale placée dans ces conditions spéciales.

Dans mes expériences, cette hypersécrétion se traduit par des phénomènes dont le microscope permet de constater la réalité et d'apprécier l'intensité. Dès lors, je me crois autorisé à conclure que chez l'anguille, à la suite de l'extirpation d'une glande surrénale, l'organe laissé en place est le siège d'une suractivité physiologique; en un mot, on est en présence d'une hypertrophie *compensatrice fonctionnelle.*

En terminant, remarquons encore que par suite des dispositions éminemment favorables réalisées par l'anguille, les lésions, dans

1. Au cours des extirpations de capsules surrénales, les fragments laissés en place semblent n'avoir aucune tendance à s'accroître; en effet Canalis a démontré qu'il n'y avait jamais, à proprement parler, de régénération d'une capsule surrénale. En revanche les cellules qui ont été épargnées par l'opération subissent une augmentation de volume. De cette façon, un minime fragment de parenchyme surrénal peut parvenir à compenser la perte subie par l'animal.

2 C'est la plus facile à extirper.

3. Malgré toutes les réserves qui s'imposent, comme je l'ai indiqué précédemment à propos des anguilles.

ces expériences, sont presque exactement limitées à la capsule : le sympathique est vraisemblablement hors de cause. De ces faits il semble devoir résulter, en faveur des processus observés chez cet animal, une clarté et une valeur démonstratives plus grandes puisqu'aucun épiphénomène ne vient les compliquer.

III. — Action de la pilocarpine et du curare sur la glande surrénale.

Après avoir démontré histologiquement la nature glandulaire de la capsule surrénale et en avoir donné la preuve expérimentale, je me suis proposé d'étudier l'action de quelques substances toxiques sur ces organes; j'ai eu recours au chlorhydrate de pilocarpine et au curare.

1° *Chlorhydrate de pilocarpine.* — L'emploi de cette substance s'imposait; c'est en quelque sorte le réactif physiologique des organes glandulaires.

Après divers tâtonnements imputables à mon ignorance de l'action des substances sur les animaux à sang froid, je suis parvenu à pratiquer des modifications caractéristiques dans la glande surrénale.

Expérience I. — Anguille pesant 310 grammes; l'animal reçoit, par voie d'injections sous-cutanées [1], les quantités suivantes d'une solution aqueuse de chlorhydrate de pilocarpine au 1/200 : le 20 janvier, 1 cc.; le 22, 1 cc.; le 24, 1 cc.; l'animal devenant moins vif, les injections sont momentanément suspendues; le 28, 1 cc.; le 30, 1 cc.; l'animal meurt le 1er février.

Expérience II. — Anguille pesant 225 grammes; l'animal reçoit par voie d'injections sous-cutanées les quantités suivantes d'une solution aqueuse de chlorhydrate de pilocarpine au 1/400 : le 29 janvier, 1 cc.; le 30, 1 cc.; le 1er février, 2 cc.; le 3, 2 cc.; le 6, 2 cc.; l'animal semblant moins vif, les injections sont momentanément suspendues; le 10, 2 cc.; le 11, 2 cc.; le 13, 4 cc.; l'animal meurt le 15 février.

Modifications consécutives. — Les pièces provenant des deux expériences précédentes offrent des modifications très comparables à celles qu'on constate dans les cas d'hypertrophie compensatrice.

1. On doit prendre soin de pratiquer les injections en des points éloignés, afin d'éviter la formation d'escarres tégumentaires.

J'ai représenté fig. 6, planche IV, à un fort grossissement, quelques-uns des cylindres surrénaux de la capsule de l'Anguille n° II; on y voit des cylindres anormalement développés, dont là lumière est plus petite qu'à l'état normal; en outre les vaisseaux sont sensiblement dilatés, mais cette augmentation est loin d'atteindre la même importance que chez les animaux qui ont dû vivre avec une seule capsule. A part ces quelques différences dans l'intensité des phénomènes, toutes les autres modifications consécutives à l'action de la pilocarpine se rapprochent sensiblement de celles qui caractérisent l'hypertrophie compensatrice; elles se résument en une prolifération cellulaire anormale et une augmentation dans le volume des éléments sécrétants.

En somme, la capsule se comporte dans ce cas de la même façon qu'une glande ordinaire : elle est le signe d'une hypersécrétion.

2° *Curare.* — Le curare produit des modifications très analogues à celles que j'ai signalées à propos de la pilocarpine; mais pour obtenir des résultats significatifs il faut agir avec la plus grande modération. Ainsi, l'expérience I a été négative; l'expérience II, par contre, a été concluante.

Expérience I. — Anguille pesant 270 grammes. L'animal reçoit par voie d'injections sous-cutanées les quantités suivantes d'une solution de curare à 1/100 : le 15 mars, 1 cc.; le 17, 1 cc. L'animal meurt le 18.

Expérience II. — Anguille pesant 345 grammes. L'animal reçoit par voie d'injections sous-cutanées les quantités suivantes d'une solution de curare à 1/1000 : le 17 mars, 2 cc.; le 20, 2 cc.; le 23, 2 cc.; le 25, 4 cc. L'animal meurt le 27 mars.

Néanmoins, il convient de dire que les phénomènes affectent ici une moins grande intensité que dans le cas de la pilocarpine; mais c'est une différence vraisemblablement imputable plutôt à la courte durée de l'intoxication qu'à l'action même de la substance.

IV. — Action de la toxine diphtéritique sur la glande surrénale.

Les observations de Roger et Gilbert, de Charrin et Langlois ont mis en lumière l'importance des lésions dont la capsule est le siège aux cours des maladies infectieuses; ces auteurs ont montré que les toxines d'origine microbienne exercent une action en quelque

sorte élective sur les capsules surrénales [1]; et ceci est vrai à la fois dans les infections cliniques et expérimentales [2].

Frappé par ces faits, j'ai cru trouver dans les toxines des réactifs particulièrement avantageux au point de l'élucidation du mode de fonctionnement de la glande surrénale; parmi les innombrables substances d'origine microbienne actuellement connues, la toxine diphtéritique m'a semblé se recommander par l'intensité et la netteté des résultats qu'elle a fournis à Charrin [3] et Langlois.

A deux reprises différentes ces auteurs ont montré que les toxines microbiennes exercent une action remarquable sur les organes qui nous occupent. Dans les expériences en question, les cobayes ont été soumis pendant six à huit semaines à des injections modérées de toxines, les unes pyocyaniques, les autres diphtéritiques, injections sous-cutanées pratiquées tous les quatre jours à la dose de 0 cc. 5; au bout de quatre à cinq semaines, environ, on a fait pénétrer des quantités considérables — 3 à 8 cc. — capables d'amener la mort en deux ou quatre jours. Sur des animaux ainsi traités, le volume des capsules surrénales atteint un volume deux à trois fois plus considérable, ou même davantage, qu'à l'état normal.

J'ai pu avec de la toxine diphtéritique [4] vérifier l'entière exactitude des faits signalés ci-dessus et les compléter par l'étude des modifications histologiques qui se produisent dans ces conditions chez l'Anguille et chez le Cobaye.

1° Action de la toxine diphtéritique sur les capsules surrénales du Cobaye.

Chez le Cobaye traité de la façon sus-indiquée, la capsule surrénale est le siège d'altérations macroscopiques et microscopiques profondes. Je ne reviendrai pas sur les premières; je ne m'occuperai uniquement que des modifications histologiques. Celles-ci

1. On trouvera dans l'intéressant article de Roger (2) l'indication des nombreuses observations cliniques éparses dans les travaux de Virchow, Lancereaux, Chvoteck, Hayem et Lesage, Mattei, Roux et Yersin; en outre cet auteur décrit l'action du pneumobacille de Friedländer.

2. Pilliet a constaté des faits analogues d'une manière indépendante.

3. Grâce à l'extrême obligeance de M. le professeur agrégé Charrin, qui m'a fourni de la toxine diphtéritique, j'ai pu poursuivre ces expériences avec la plus grande facilité.

4. Je ferai observer ici que les discussions sur la virulence des toxines employées dans mes expériences ne sont pas de mise dans le cas présent; j'ai employé ces substances simplement à titre de réactif.

sont surtout manifestes dans la substance corticale; les portions centrales, en effet, sont beaucoup moins gravement atteintes.

Sur des préparations colorées par la méthode de Benda, l'aspect est particulièrement frappant : on voit quelques îlots cellulaires faiblement colorés en rouge par la safranine se détacher sur des lacs sanguins occupant la majeure partie du champ du microscope. Les cylindres corticaux sont bouleversés, leur capsule conjonctive est rompue en maints endroits et là encore on constate des hémorragies importantes.

La plupart des cellules [1] sont altérées; leur cytoplasme est grumeleux et ne présente plus de limites distinctes; en nombre de points il paraît se continuer avec l'exsudat qui imbibe la capsule, les noyaux enfin offrent tous les signes de la dégénérescence, ils peuvent même faire défaut dans certains éléments [2].

2° Action de la toxine diphtéritique sur les capsules surrénales de l'anguille

Expériences. — Deux anguilles pesant entre 250 et 300 grammes reçoivent à deux reprises séparées par quatre jours d'intervalle 2 cc. de toxine diphtéritique. Chez l'un de ces Poissons, plusieurs abcès sous-cutanés ne tardent pas à se produire et les animaux meurent 15 et 17 jours après la première injection.

A l'autopsie, le foie est piqueté de taches hémorragiques; c'est d'ailleurs la seule altération macroscopique apparente. Les capsules présentent une augmentation de volume sensible.

Modifications consécutives. — L'examen histologique pratiqué sur du matériel fixé aux liquides de Zenker et de Lindsay révèle dans

1. Décrivons à ce propos quelques particularités de la structure des cellules de la substance corticale. Celles-ci sont représentées (fig. 9, pl. IV) par de gros éléments polyédriques mesurant en moyenne 30 μ; elles renferment un noyau volumineux (diamètre = 8 μ) muni de nombreuses et fines granulations chromatiques. Sur des pièces traitées par l'alcool, le protoplasma présente un aspect qui mérite l'attention; il affecte l'aspect d'un réticulum d'aspect granuleux, délimitant de larges mailles vacuolaires. On a l'impression d'un corps spongieux dont il ne resterait que le squelette.

Peut-être convient-il de rappeler à ce propos que Dubois a signalé l'existence dans le parenchyme surrénal de toute une série des corps (assimilables pour la plupart à des alcaloïdes) solubles dans l'alcool.

2. Au moment où je terminais ce travail a paru l'intéressant travail de Dubois dans lequel l'auteur décrit des faits analogues. Antérieurement, Roger et Gilbert avaient constaté que les cultures virulentes de pneumobacilles peuvent produire des altérations très comparables chez le Cochon d'Inde.

les deux cas des altérations; tout d'abord on constate que la capsule est sclérosée et que la vascularisation est légèrement augmentée; de plus la forme du cylindre s'est modifiée, elle est devenue beaucoup plus irrégulière (fig. 7, pl. IV). En somme ces phénomènes sont jusqu'ici très voisins de ceux signalés chez le cobaye. En revanche les éléments cellulaires sont le siège d'altérations beaucoup plus significatives. Ceux-ci en effet sont réduits à de petites masses de protoplasma appliquées contre le réticulum conjonctif interposé entre les cylindres, et dont la hauteur n'atteint pas la moitié ou même le tiers des dimensions normales. Le cytoplasme des cellules est granuleux et semble se confondre avec la masse qui occupe la lumière centrale. Le noyau, enfin, refoulé à la périphérie, ne renferme plus que quelques fines granulations chromatiques : le gros nucléole, si manifeste chez l'animal normal, fait défaut ici [1].

Le centre du cylindre est occupé par des masses floconneuses dont la quantité est plus considérable que dans toutes les conditions (normales ou expérimentales) envisagées jusqu'ici.

Remarque à propos des phénomènes précédents.

Tels sont les phénomènes qu'on observe consécutivement aux injections de toxine diphtéritique. Examinons maintenant l'interprétation qu'on peut proposer de ces faits.

Pour Charrin et Langlois [2], les capsules surrénales jouent un rôle antitoxique : « On sait, disent ces auteurs, que les recherches les plus récentes portent à attribuer à ces petits viscères des fonctions de protection, des fonctions de destruction, de neutralisation, d'annulation de certains poisons; on sait d'autre part que toute glande qui accomplit un excès de travail est exposée à réaliser une sorte d'hypertrophie compensatrice [3] », et c'est précisément ce qui a lieu pour la capsule dans les intoxications par des produits d'origine microbienne. D'autre part, Dubois est arrivé par une voie toute différente à des conclusions très analogues : « Les capsules surrénales ont pour principale fonction de détruire les toxines en

1. J'insisterai sur le fait que chez ces mêmes animaux le rein ne présentait pas d'altérations manifestes.

2. Charrin et Langlois (2).

3. En 1894, Charrin et Langlois ont en outre démontré *in vitro* qu'il y avait transformation chimique ou tout au moins neutralisation des toxines par les capsules : ces résultats ont été confirmés *in vivo* par Abelous.

circulation et surtout les produits de déchets résultant du travail musculaire et peut-être aussi ceux fournis par le fonctionnement de nos éléments nerveux [1]. »

Les expériences précédentes me semblent déposer en faveur du rôle antitoxique des capsules, comme Charrin et Langlois le soutiennent. Néanmoins, je m'empresse de reconnaître que les faits qui me sont personnels ne constituent pas des preuves de la réalité de cette fonction ; je ne les considère que comme des arguments à faire valoir en faveur de cette théorie.

Les faits d'observation montrent simplement que, dans les infections aiguës, la glande surrénale est le siège de phénomènes d'une intensité exceptionnelle ; mais je ne crois pas pouvoir me prononcer catégoriquement sur la signification physiologique de ces phénomènes.

IV. — Comparaison de la glande surrénale de l'anguille avec celle des autres Vertébrés.

Dans cette première contribution, je ne me suis attaché qu'à l'étude microscopique de la glande surrénale des Téléostéens. Or, il résulte des faits anatomiques et physiologiques qui précèdent que la capsule surrénale est une véritable glande dont l'activité se traduit par des processus histologiques. Dès lors, il convient d'examiner si cette structure doit être considérée comme l'apanage exclusif des Téléostéens. Actuellement, je n'ai pas de faits personnels qui me permettent de me prononcer ; je me bornerai simplement à faire valoir quelques considérations.

Tout d'abord, le fait que les capsules des Téléostéens se rattachent au point de vue morphologique, comme je l'ai montré, par une série insensible de transitions, aux mêmes organes des Mammifères semble indiquer que les glandes surrénales de ces animaux sont vraisemblablement constituées sur un plan unique.

En second lieu, l'histologie paraît déposer dans le même sens. Quand on considère les capsules d'un Téléostéen et celles d'un Mammifère, on est invinciblement tenté d'assimiler aux cylindres surrénaux des Poissons les glomérules de la substance corticale des

1. Je dois ici signaler le désaccord qui semble exister entre les idées émises par Dubois et les faits d'observation que j'ai relatés plus haut. Pour cet auteur, en effet, les capsules surrénales « ne paraissent pas sécréter de substance particulière » ; cela me semble inexact tout au moins pour l'anguille.

Sauropsidés et des Mammifères : à la cavité centrale près, ces deux appareils anatomiques ne diffèrent guère sensiblement. Cette vue de l'esprit a d'ailleurs pour elle certains faits d'observation : Rauber a en effet décrit chez les Oiseaux des cylindres tapissés par une couche cellulaire unique limitant une cavité centrale; Manasse enfin a signalé chez les Mammifères [1] des cylindres surrénaux munis d'une lumière [2].

Dès lors, il semble plausible de considérer la capsule surrénale de l'anguille comme représentant la structure typique de cette espèce de glande.

En tout cas, des recherches précédentes il ressort un fait : la capsule surrénale est une glande au sens propre du mot; elle est le siège d'évolutions cellulaires spéciales qui justifient cette épithète; désormais elle doit prendre place dans la série des glandes closes, à côté du corps thyroïde.

CONCLUSIONS

Les capsules surrénales représentent des organes fondamentaux des Vertébrés; leur dérivation de l'épithélium germinal du cœlome est la preuve de leur haute importance morphologique [3].

La forme de ces organes [4] dans la série des Vertébrés est sujette à des variations très étendues; d'ailleurs on ne constate pas plus de constance dans leur position ; en général les capsules sont situées au voisinage des reins; mais, à ce propos, il convient de remarquer que les rapports qu'elles contractent avec l'appareil urinaire n'ont que peu d'importance au point de vue morphologique ; le fait que dans la série des Vertébrés ces connexions existent à la fois avec le mésonéphros ou avec le métanéphros en est une preuve convaincante.

1. Homme, cheval, mouton, bœuf, porc.

2. « Kein zweifel, dass ein directes Ueberjfliessen jener braunen Massen von Seiten der Marksubstanzzellen in den venosen Kreislauf feststellen liess... diese braunen Masse ein Secret darstellen, welches direct von jenen braunen Zellen ausgeschieden wäre. Es waren dies Kanäle, welche eine sehre auffalende Ahnlichkeit mit Drusenschlaüche hatten : Die Bindegewebigen Septen der Marksubstanz bilden nehmlich, wie schon oben bemerkt, Schlaüche, deren Wand auf der Innenseite mit eben jenen braunen Zellen beseizt ist; es kan nur darauf an in diesen scheinbar soliden, aus Marksubstanzzellen bestehnden Cylindern Lumina zu entdecken. » Manasse, p. 269-270.

3. Par conséquent, elles ont la même origine que les glandes génitales; c'est ce qui explique que chez les Sauropsidés elles sont au voisinage du testicule et de l'ovaire.

4. Je ne reviendrai pas ici sur les caractères généraux des capsules surrénales dans les différents groupes zoologiques; ces questions ont été traitées dans les résumés placés à la fin des chapitres consacrés à chacune des cinq classes de Vertébrés.

Néanmoins, au milieu de toutes ces variations, on peut retrouver des caractères constants.

En effet, les capsules surrénales, quelle que soit la partie des reins [1] avec laquelle elles sont en rapport, sont d'une façon générale situées au voisinage des gros troncs vasculaires de l'abdomen (veine cardinale ou veine cave, artère aorte ou branches émanées de celles-ci); il s'agit là de connexions essentielles qu'on peut constater dans toute la série des Vertébrés; ce n'est que chez les Vertébrés les plus élevés en organisation, chez l'homme en particulier, qu'on peut constater des infractions à cette règle; encore convient-il de remarquer que dans ces cas les rapports en question sont conservés pour la glande surrénale droite et que celle-ci est toujours plus ou moins intimement unie à la veine cave.

Vis-à-vis du système sympathique, ces organes affectent des rapports importants, mais dont la constance est loin d'être aussi parfaite.

Enfin les glandes surrénales présentent chez tous les Vertébrés une particularité caractéristique : elles sont le siège d'une véritable pléthore sanguine. Le sang leur est fourni par un nombre relativement considérable d'artères qui en général leur sont propres; en outre, dans certains groupes (Amphibiens, Reptiles et Oiseaux) il existe un système porte surrénal. Cette circulation, dont le nom est pleinement justifié par le fait de l'interposition sur son parcours de deux réseaux capillaires, se compose fondamentalement d'un nombre variable d'origines porte comprenant chacune une veine intercostale et une branche ramenant le sang du sinus neural; elle atteint son développement maximum chez les Reptiles, et dans l'ordre des Ophidiens elle affecte une disposition segmentaire.

Au point de vue histologique et physiologique, l'étude de la capsule surrénale des Téléostéens est particulièrement instructive; elle m'a permis de déterminer anatomiquement la nature glandulaire de cet organe.

Chez l'Anguille, en particulier, la glande surrénale est entièrement constituée par une série de cylindres irréguliers limités par du tissu conjonctif; dans l'intervalle de ces derniers circulent de nombreux vaisseaux; l'ensemble est enveloppé dans une capsule conjonctive résistante.

1. Mésonéphros ou métanephros.

Chaque cylindre est tapissé (surface interne) par un épithélium columnaire, limitant une cavité centrale; ces cellules à l'état normal sont réparties à peu près uniformément sur une seule rangée; elles ont en moyenne une hauteur de 15-20 μ et possèdent un noyau bien développé renfermant un nucléole volumineux.

Sur les coupes, on constate que certains de ces éléments subissent une évolution particulière; leur protoplasma s'accroît, devient plus clair et vient faire saillie dans la lumière du cylindre; finalement la cellule tout entière (noyau et protoplasma) tombe dans la cavité centrale. Certains de ces cylindres peuvent ainsi être remplis d'un magma amorphe parsemé de noyaux à divers états de régression; la quantité de ces productions est d'ailleurs sujette, suivant les différents points envisagés, à de très grandes variations.

En un mot, la cellule du cylindre surrénal subit une évolution qui aboutit à la formation de produits s'accumulant dans la cavité centrale.

Afin de démontrer la réalité des processus, j'ai répété sur l'anguille l'expérience pratiquée pour la première fois par H. Stilling chez le lapin.

Sur plusieurs de ces Poissons, j'ai extirpé l'une des glandes surrénales; quelques semaines après j'ai sacrifié les animaux et j'ai étudié au microscope les capsules surrénales laissées en place; j'ai pu alors constater les modifications suivantes :

1° Les vaisseaux qui entourent les cylindres ont subi une augmentation de volume remarquable (en moyenne dans la proportion de 1 à 4, parfois même dans une proportion sensiblement supérieure);

2° Les cylindres surrénaux présentent sur les coupes, au lieu d'une seule couche de cellules, au moins deux et souvent trois rangées de ces éléments; en moyenne, ces cellules ont une hauteur de 35 μ, c'est-à-dire près du double de la hauteur normale;

3° On constate que de nombreuses cellules font saillie dans la lumière du cylindre;

4° La régression des produits élaborés est plus rapide qu'à l'état normal.

De l'ensemble de ces faits, on peut conclure que, à la suite de l'extirpation d'une glande surrénale, l'organe laissé en place présente une hypertrophie compensatrice; H. Stilling avait déjà fait cette constatation chez le lapin en mettant en lumière l'augmentation macroscopique de volume et la pléthore sanguine de la glande

surrénale fonctionnant seule. Toutefois, il convient de remarquer que cette intéressante observation de H. Stilling doit être complétée par la notion suivante : l'hypertrophie consécutive à l'ablation d'une des glandes surrénales est une *hypertrophie compensatrice fonctionnelle* se traduisant par un accroissement cellulaire anormal et une activité physiologique plus considérable.

Certains agents chimiques permettent d'ailleurs, comme pour la plupart des glandes ouvertes et closes de faire varier la sécrétion surrénale : j'ai en effet pu constater que, dans l'intoxication lente par la pilocarpine, les glandes surrénales présentent une prolifération anormale des éléments sécrétants, qu'on peut rapprocher de celle qu'on observe chez les animaux auxquels on a extirpé une de ces glandes ; le curare produit également des modifications très comparables.

Enfin dans les infections d'origine microbienne, les toxines exercent sur la glande surrénale une action élective se traduisant par des changements profonds dans la vascularisation, le développement du tissu conjonctif, l'ordonnancement des cylindres et la forme des cellules.

En résumé : les cellules de la glande surrénale se transforment en une masse amorphe occupant le centre du cylindre et subissant une régression ultérieure; dans le cas d'extirpation d'un des deux organes, la glande laissée en place présente une hypertrophie compensatrice fonctionnelle se révélant par un accroissement cellulaire anormal.

En dernière analyse, des recherches exposées ici, ressortent les conclusions suivantes : *1° la capsule surrénale est une glande au sens propre du mot ; 2° elle est le siège de phénomènes sécrétoires se traduisant par des processus histologiques ; 3° elle doit prendre place dans la série des glandes closes à côté du corps thyroïde.*

Index bibliographique.

Abelous. — (1). *La Physiologie des glandes à sécrétion interne,* Revue générale des Sciences, 1893.

— (2). *Sur l'action antitoxique des capsules surrénales.* Comptes rendus Soc. Biologie, 15 juin 1895.

Abelous, Charrin et Langlois. — *La fatigue chez les addisoniens.* Archives de Physiologie, 1892.

Abelous et Langlois. — (1). *Note sur les fonctions des capsules surrénales.* Comptes rendus Soc. de Biologie, 793-798, 1891.
— (2). *La mort des grenouilles après la destruction des deux capsules surrénales.* Comptes rendus Soc. Biologie, p. 855-857, 1891.
— (3). *Essai de greffe de capsules surrénales sur la grenouille.* Comptes rendus Soc. Biologie, 20 février 1892.
— (4). *Note sur l'action toxique du sang des Mammifères après la destruction des capsules surrénales.* Comptes rendus Soc. Biologie, p. 165, 1892.
— (5). *Destruction des capsules surrénales chez le Cobaye,* Comptes rendus Soc. Biologie, p. 388-361, 1892.
— (6). *Toxicité de l'extrait alcoolique du muscle des grenouilles privées des capsules surrénales.* Comptes rendus Soc. Biologie, p. 490, 1892.
— (7). *Sur les fonctions des capsules surrénales,* Comptes rendus Soc. Biologie, 4 mai 1895.
D'Ajutolo. — *Su di una struma suprarenale accessoria in un rene : nota.* Bolletino delle (et Archivio per le) science mediche di Bologna. Serie IV, Vol. XVII. 1884.
Addison. — *On the Constitutional and Local Effects of Disease of the Suprarenal Bodies.* London, 1855.
Albanèse. — (1). *Recherches sur la fonction des capsules surrénales.* Archives ital. de Biologie, 1892.
— (2). *La Fatigue chez les animaux privés de capsules surrénales.* Archives ital. de Biologie, 1892.
— (3). *Recherches sur les capsules surrénales.* Archives ital. de Biologie, t. XVIII, fasc. 1, p. 49-53, 1892.
Alexander. — *Untersuchungen uber die Nebennieren und ihre Beziehungen zum Nervensystem.* Beitr. z. path. Anatomie und z. allg. Path., Bd XI, H. 1, p. 145-197, 1892.
Alezais et Arnaud. — (1). *Recherches expérimentales et critiques sur la toxicité de la substance des capsules surrénales.* Marseille médical, 1889.
— (2). *Sur les caractères du sang efférent des capsules surrénales,* Marseille médical, 1891.
— (3). *Étude sur la tuberculose des capsules surrénales et de ses rapports avec la maladie d'Addison.* Revue de médecine, 1891.
— (4). *Recherches expérimentales sur les capsules surrénales.* Marseille médical, 1891.
Arnold. — *Handbuch der Anatomie des Menschen.* Bd II, p. 1327, Freiburg, 1881.
Arnold. — *Ein Beitrag zur der feineren Structure und zum Chemismus der Nebennieren.* Arch. fur path. Anatomie und Phys., t. 45, p. 64-108, 1866.
Arren. — *Essai sur les capsules surrénales.* Thèse Paris, 1894.
Balbiani. — *Leçons sur la génération des Vertébrés.* Paris, 1879.
Balfour. — (1). *Ueber die Entwik. und die Morphologie der Suprarenalkörper (Nebennieren).* Biolog. Centralblatt, n° 5, 1881. Résumé anonyme des travaux de Balfour.
— (2). *A Monograph of the Development of Elasmobranch Fishes,* p.467-478, Londres, et Works of F. M Balfour, Londres, 1885.
— (3). *Traité d'Embryologie.* T. II, p. 611-613. Paris, 1885.
Ball. — *Maladie bronzée.* Dict. encyclop. des Sciences médicales.
Barbier. — *Des rapports entre les lésions des capsules surrénales, les lésions nerveuses et la maladie d'Addison.* Gazette médicale de Paris, 1892.
Berdach et Pal. — *Zur Pathologie der Nebennieren.* Berl. kl. Wochenschrift, 29 oct. 1894.
Bartholin (Th.). — *Histor. Anat. rariarum Centuria II. Hist.* 67, p. 276-278, 1654.
Berdach. — *Zur Pathologie der Nebennieren.* Wiener med. Wochenschrift, 22 déc. 1894.
Berdès. — *Contribution à l'étude des tumeurs des capsules surrénales,* Archives de méd. expérimentale, IV, 1892.
Bergmann. — *Dissertatio de glandulis suprarenalibus.* Gottingen, 1839.
Berutti et Perosino. — Arch. par le Scienz. med. (cité d'après Dubois, 1879).
Besnier. — *Dégénérescence cancéreuse complète des deux capsules surrénales.* Bull. Soc. anatomique de Paris, 1850.
Bichat. — *Anatomie générale.* Paris, 1801.

Biesing. — *Ueber die Nebennieren und den Sympathicus bei Anencephalen.* Inaug. Diss. Bonn, 1886.

Biétrix. — *Etude de quelques faits relatifs à la morphologie générale du système circulatoire à propos du réseau branchial des Poissons*, p. 10, in-4. Paris, 1895.

Birch-Hirschfeld. — *Lehrbuch der pathol. Anatomie*, p. 580. Leipzig, 1876.

Bischoff. — *Entwick. der Saugethier und der Menschen*, Bd VII. Leipzig, 1843. Trad. française, p. 295-297, Paris, 1843.

R. Blanchard. — *Note sur l'histoire de la découverte de la capsule surrénale.* Comptes rendus Soc. Biologie. Paris, 1882, IV.

Bock. — (1). *Handbuch der Anatomie der Menschen*, 4e éd., Bd II, p. 682, 4e éd. Leipzig, 1850.

— (2). *Anatom. Taschenbuch*, p. 497, 9e éd. Berlin, 1864.

Boinet. — (1). *Résistance à la fatigue de 11 rats décapsulés depuis cinq et six mois.* Comptes rendus Société Biologie, 6 avril 1895.

— (2). *Nouvelles recherches sur la résistance à la fatigue de rats décapsulés depuis longtemps.* Comptes rendus Soc. Biologie, avril 1895.

— (3). *Ablation des capsules vraies et accessoires chez le rat d'égout.* Comptes rendus Soc. Biologie, 29 juin 1895.

— (4). *Maladie d'Addison expérimentale chez le rat d'égout.* Comptes rendus Soc. Biologie, 1er février 1896.

— (5). *Résultats éloignés de 25 ablations de capsules surrénales.* Comptes rendus Soc. Biologie, 9 mars 1896.

— (6). *Action antitoxique des capsules surrénales sur la neurine.* Comptes rendus Soc. Biologie, 21 mars 1896.

Bojanus. — *Anatome Testudinis*, Pl. XXX, Vilnæ. 1814.

Bolles Lee et Henneguy. — *Traité des méthodes techniques de l'anatomie microscopique.* Paris, 1896.

Bouchard. — *Les auto-intoxications.* Paris, 1886.

Brandt. — *Ueber den Zusammenhang der Glandula suprarenalis mit dem Parovarium resp. der Epididymis beim Huhnern.* Biol. Centralblatt, Bd. IX, n° 17.

Braun. — *Bau und Entwicklung der Nebennieren bei Reptilien.* Arbeiten aus d. Zoolog.-Zoot. Institut in Wurzburg, t. V, p. 1-30, 1882.

Brin. — *De l'évolution des tumeurs propres à la capsule surrénale.* Thèse Paris, 1892.

A. von Brunn. — (1). *Ein Beitrag zur Kenntniss des feineren Baues und der Entwickl. der Nebennieren.* Archiv. fur mikrosk. Anatomie, Bd VIII, H. IV, p. 618-639, 1879.

— (2). *Ueber das Vorkommen organischer Muskelfasern in den Nebennieren.* Nachrichten von der K. Gesellschaft d. Wiss. und der G. A. Univ. zu Gottingen, p. 421-422, 1873.

Brown-Séquard. — (1). *Recherches expérimentales sur la physiologie et la pathologie des capsules surrénales.* Comptes rendus Ac. des sciences, 1856, p. 412-425.

— (2). *Recherches expérimentales sur la physiologie des capsules surrénales.* Moniteur des hôpitaux, Paris, 1856.

— (3). *Recherches expérimentales sur la physiologie et la pathologie des capsules surrénales.* Archives générales de médecine, 1856.

— (4). *Nouvelles recherches sur l'importance des fonctions des capsules surrénales.* Journal de physiologie, 1858.

— (5). *Influence de l'extrait aqueux de capsules surrénales sur les cobayes presque mourants à la suite de l'ablation de ces organes.* Comptes rendus Soc. Biologie, p. 410, 1892.

— (6). *Influence heureuse de la transfusion du sang normal après l'extirpation des capsules surrénales chez le cobaye.* Comptes rendus Soc. Biologie, 14 mai 1893, p. 467.

Burresi. — *Morbo dell'Addison*, Lo Sperimentale, 1880.

Camper. — *Description anatomique d'un éléphant mâle*, Paris, 1802.

Canalis. — *Contribution à l'étude du développement et de la pathologie des capsules surrénales.* Internationale Monatschrift für Anatomie, Bd IV, nos 7 et 8, p. 312-335, 1887.

Carlier. — *Note on the structure of the suprarenal Body.* Anat. Anzeiger, A. VIII, p. 443-445, 1892-93.

Carus. — *Traité élémentaire d'anatomie comparée.* Paris, 1835, t. II, p. 291.

Cassan. — *Observations météorologiques faites sous la zone torride.* Paris, 1789.

Caussard. — *Sur les effets de l'injection sous-cutanée d'extrait de capsules surrénales chez les animaux.* Comptes rendus Soc. Biologie, 18 janvier 1896.

Charrin. — (1). *Les toxines; mécanisme de leur action.* Revue générale des sciences, 15 janvier 1895, p. 24-32

— (2). *Sur les fonctions hémorragipares des bactéries.* Comptes rendus Soc. Biologie, 24 janvier 1896.

— (3). *Endocardites staphylococciques d'origine amygdalienne siégeant sur les valvules sigmoïdes de l'artère pulmonaire.* Semaine médicale, 14 mars 1896.

Charrin et Langlois. — (1). *Action antitoxique des capsules surrénales.* Comptes rendus Soc. de Biologie, 19 mai 1895.

— (2). *Hypertrophie expérimentale des capsules surrénales.* Comptes rendus Soc. Biologie, 1er février 1896.

Chassevant et Langlois. — *Des gaz du sang efférent des capsules surrénales,* Comptes rendus Soc. Biologie, juillet 1893.

Chatin. — (1). *La cellule animale,* Paris, 1892.

— (2). *Anatomie comparée,* Paris, 1896.

Chauveau et Arloing. — *Traité d'anatomie comparée des animaux domestiques,* p. 370-371. Paris, 3e éd., 1890.

Chevrel. — (1). *Sur l'anatomie du système nerveux grand sympathique des Élasmobranches et des Poissons osseux.* Thèse de Paris 1889 et Archives de Zool. expér. 2e série, t. V *bis,* suppl. 1889.

— (2). *Recherches anatomiques sur le système nerveux grand sympathique de l'esturgeon.* Archives de Zoolog. exp., 1894, n° 3.

Cohn. — *Primar Nebennieren Sarkom beim neun monatlichen Kinden.* Berl. Klin. Wochenschrift, 12 mars 1894.

Cornil. — *Rapport sur un mémoire de MM. les Drs Kalindero et Babès, concernant un cas de maladie d'Addison, avec des lésions des racines spinales ainsi que de la moelle.* Bull. Acad. de médecine, Paris, 1889.

Cornil et Ranvier. — *Manuel d'Histologie pathologique,* t. II, p. 417-523. Paris, 1884.

Creighton. — (1). *A theory of the homology of the suprarenals, based on observations.* Journ. of. Anat. and Phys. Vol. XIII.

— (2). *Points of resemblance between the suprarenal bodies of the horse and dog and certains occasionnal structures in the ovary.* Trans. of the Royal Society, 6 déc. 1877.

Cristiani. — *Des néoplasmes congénitaux.* Journal de l'Anatomie et de la Phys., 1891.

Cruikshank. — *Geschichte und Beschr. der einsaugenden Gefässe,* 1767, p. 139.

Cuvier. — *Leçons d'Anatomie comparée,* 2e éd., par Duvernoy, t. VIII. Paris 1846.

Cybulski. — *Sur les fonctions des capsules surrénales.* Gaz. lekarska, 23 mars, 1895. (Analyse de **Frenkel.**)

Dagonet. — *Beitr. zur path. Anat. d. Nebennieren d. Menschen.* Zeitschrift für Heilkunde, Bd VI. p. 1, 1885.

Daubenton. — *Histoire naturelle* de Buffon, t. VII; t. VIII, p. 11, 111, 228, 316; t. XIII, p. 395; t. XIV, p. 171. Paris, 1758-1766.

De Dominicis. — *Ricerche sper. su gli effetti della soppressione delle capsule surrenali,* Atti d. r. Acad. medic.-chirurg. di Napoli, 1892.

Delle Chiaje. — *Esistenza delle glandule renale de Batraci et de Pesci* (d'après Cuvier), 1837.

Deniker. — *Recherches anatomiques et embryologiques sur les singes anthropoïdes.* Pl. XXX, fig. 2, et p. 251-252. Thèse de Paris 1886.

Dixon Mann. — *On Addison's Disease.* The Lancet, 28 mars et 4 avril 1891.

Dogiel. — *Die Nervenendigungen in den Nebenniere der Saugethiere.* Arch. fur. Anatomie und Physiologie, 1894. (Analyse de **Nicolas.**)

Dostoiewsky. — (1). *Material zur mikrosk. Anatomie der Nebennieren.* Inaug. Diss. Petersburg, 1884.

— (2). *Ein Beitrag zur mikrosk. Anatomie der Nebennieren bei Säugethieren,* Archiv. für mikrosk. Anatomie, Bd 26, H. 2, p. 272-296, 1896.

Dubois. — (1). *Note préliminaire sur l'action des extraits de capsules surrénales,* Comptes rendus Soc. Biologie, 11 janvier 1896.

— (2). *Des variations de toxicité des extraits de capsules surrénales* (p. 412-426). Archives de Physiologie. 1896.

— (3). *De la pathogénie et du traitement de la maladie d'Addison.* Nancy, 1896.

Duclos. — *Contribution à l'étude des capsules surrénales dans la race nègre.* Revue générale de clinique et de thérapeutique, Paris, 1890.

Duvernoy. — (1). *Animadversiones variæ in erinaceorum terrestrium Anatomen,* Comment. Acad., Petrop., t. XIV, p. 119-206. 1751.

— (2). *De Quadrupede volatili Russiæ.* Comment. Acad. Soc. Petrop., t. V, p. 218-234. 1751.

Eberth. — *Die Nebennieren,* **Stricker** Hdbuch, C. XXII, p. 508-516. Leipzig, 1871.

Ecker. — (1). *Der feinere Bau der Nebennieren beim Menschen und den vier Wirbethierklassen,* 4°. Braunschweig, 1846.

— (2). *Recherches sur la structure intime des corps surrénaux chez l'homme et dans les 4 classes de Vertébrés.* Annales des sciences naturelles; zoologie, p. 103-118, t. VIII, 1847.

— (3). *Blutgefässdrusen in* **R. Wagner's** Handworterbuch d. Physiologie, Bd IV, p. 128. Braunschweig, 1853.

Ecker et Wiedersheim. — *Die Anatomie des Frosches,* Braunschweig, 1864-1882.

Ellenberger. — *Vergleich. Histologie der Haussäugethiere.* Article NEBENNIERE, par **Terey,** p. 269-272. Berlin, 1887.

Ellenberger et Baum. — *Anatomie des Hundes,* p. 337, fig. 125. Berlin, 1891.

Epelbaum. — *Contribution à l'étude de l'organothérapie. Corps thyroïde. Capsules surrénales,* Thèse Paris, 1895.

Bart. Eustachii. — *Opuscula analomica. De renum structura, officiis et administratione.* Venise, 4°, 1564.

Everhard. — *Lux e tenebris effulsa ex viscerum monstrosi partus enucleatione,* Medioburg., 1663.

Foà. — *Contribuzione allo studio della malattia dell' Addison,* Rivista clinica di Bologna, 1874.

Förster. — *Die Missbildungen des Menschen,* p. 126. Iéna, 1861.

Frey. — (1). *Suprarenal Bodies,* **Todd's** Cyclopædia of Anatomy, t. IV, part. I, p. 827-841. London, 1847-1849.

— (2). *Histologie und Histochemie.* Leipzig, 1876.

Fusari. — (1). *De la terminaison des fibres nerveuses dans les capsules surrénales des Mammifères.* Archives ital. de Biologie, t. XVI, fas. I, 191.

— (2). *Contribution à l'étude du développement des capsules surrénales et du sympathique chez le poulet et chez les Mammifères,* Ibid., t. 28, 1892.

— (3). *Sullo sviluppo delle capsule surrenali.* Letta all'Accad. d. sc. med. e nat. di Ferrara nella sed. d. 25 giugno, 1893. (Pas trouvé.)

Gilliberti et Mattei (cités d'après Dubois).

Gley. — *Recherches sur la fonction de la glande thyroïde,* p. 311-326. Archives de Physiologie, 1892.

Gluzinski. — *Sur la toxicité de l'extrait des capsules surrénales,* Przelglad lekarski, 2 mars 1895. (Analyse de **Frenkel.**)

Goodsir. — *On the suprarenal Bodies, Thymus and Thyroid,* Philosoph. Trans., p. 633, 1846.

Gottschau. — (1). *Ueber die Nebennieren der Saugethiere spec. über die des Menschen.* Sitzungsber. d. Wurzburger phys.-med. Gesellschaft 454-62, 1882.

— (2). *Struktur und embryonale Entwickl. der Nebennieren bei Saugthieren.* Arch. fur Mikrosk. Anatomie. Anat. Abth., p. 412-488, 1883.

— (3). *Ueber die Nebennieren der Säugethiere.* Biolog. Centralblatt, Bd. III. n° 18, 1883.

Gourfein. — *Contribution à l'étude pathologique des capsules surrénales.* Revue médicale de la Suisse romande, janvier 1895.

Grandry. — *Mémoire sur la structure de la capsule surrénale de l'homme et de quelques animaux.* Journal de l'Anatomie et de la Physiologie, p. 225-237 et 389-400, 1867.

Gratiolet — (1) *Système veineux des reptiles.* L'Institut, 16 février 1853.

— (2). *Veine porte du rein... dans les oiseaux.* L'Institut, 16 nov. 1853.

— (3). *Note sur les effets qui suivent l'ablation des capsules surrénales.* Comptes rendus Acad. des sciences, 1856, p. 468-470.

Gruby. — *Recherches anatomiques sur le système veineux de la grenouille.* Annales des Sc. naturelles, t. 17, 1842.

Guarnieri et Magini. — *Etude sur la fine structure des capsules surrénales.* Archives ital. de Biologie, 1888, et Atti della R. Acad. dei Lincei, anno 1895. Série IV, Rendiconti V, fasc. 13, p. 845-848, 1888.

Guarnieri et Marino-Zucco. — *Recherches expérimentales sur l'action toxique de l'extrait aqueux des capsules surrénales.* Archives Ital. de Biologie, 1888.

Guay. — *Essai sur la pathogénie de la maladie d'Addison.* Thèse de Paris, 1894.

Gulliver. — *On the suprarenal glands,* in Gerber's Anatomy, p. 103. London, 1842.

Haller. — *Elem. physiol.*, t. VIII, p. 107.

Harder. — *Anatome muris alpini*, p. 232. Eph. natur. cur. Dec. II, an. IV, 1686.

Harley. — (1). *An experimental Inquiry into the Function of the suprarenal Capsules and their Supposed Connexion with Bronzed Skin.* British and foreign medic. chirurg. Review, 1856, t. XXI.

— (2). *The Histology of the Suprarenal Capsules.* Lancet, 2 juin 1858.

Holm. — *Über die nervösen Elemente in der Nebennieren.* Sitz. der Wiener Akademie der Wiss. 1866. Math.-Naturw. Klass. II Abth., H. I-V, p. 314-321. Bd 53, 1866.

Home. — *Lectures on Anatomy*, t. V, p. 259-265. London, 1828.

Home et Menzies. — *A Description of the Anatomy of the Sea-Otter*, p. 385-394, Philos. Transactions, 1796.

Hunter. — *Observations on the Structure and Economy of Whales.* Philos. Trans. V. 77, p. 371-450, 1787.

Heim. — *Dissertatio de renibus succenturiis*, p. 23. Berlin, 1824.

Henle. — *Ueber das Gewebe der Nebenniere und der Hypophysis*, p. 143-152. Zeitschr. für Rat. Medicin, 1865.

Henneguy. — *Leçons sur la cellule.* Paris, 1896.

Hertwig. — *Traité d'Embryologie*, p. 363. Paris, 1891.

Hildebrandt. — *Handbuch der Anatomie des Menschen*, Bd IV, p. 355, Braunschweig, 1830-1832.

Inaba. — *Notes on the development of the Suprarenal Bodies in the Mouse.* Journal of the College of Science, Imperial University, Japon, Vol. IV, part. I, p. 215-237, 1891.

Isenflamm. — *Beschr. menschlichen Missgeburt ohne Kopf.* Isenflamm's und Rosenmuller's Beitr. für die Zerglierungsk., Bd II, H. 2. Leipsig, 1801.

Jaboulay. — *Capsules surrénales accessoires dans un ganglion semi-lunaire et au milieu du plexus solaire*, Lyon médical, p. 473, 1890.

Jaccoud. — (1). *Maladie bronzée*, Dict. de méd. et de chirurg. pratiques.

— (2). *Diagnostic, marche, pathogénie de la maladie d'Addison.* Union médicale. Paris, 1888, p. 937-941.

Jacobson. — *De systemate venoso peculiari in permultis animalibus observato. Hafniæ*, 1821.

Janosik. — *Bermekungen über die Entwiklung. d. Nebenniere.* Archiv. fur mikrosk. Anatomie. An. Abth., t. XXII, 1883.

Joesten. — (1). *De glandularum suprarenalium structura.* Bonn, 1863.

— (2). *Der feinere Bau der Nebennieren.* Archiv für Heilkunde, Bd V, p. 97-110, 1864.

Von Kahlden. — *Beitr. zur pathologischen Anatomie der Addison'schen Krankheit.* Virch. Archiv, Bd 114.

Klebs. — *Handbuch d. path. Anatomie.* Bd. I, Abth. II, p. 566, 1868-1876.

Klein. — *Specimen inaugurale anatomicum sistens monstrorum quorundam Descriptionem*. Stuttgardiæ, 1793.

Klien. — *Russel'sche Fuchsin Körperchen und Altmann's Zellgranula*. Pl. VI, fig. 2, 6 et 7. Beitr. z. path. Anatomie und z. allg. Path., t. XI, p. 91-125, 1892.

Kolliker. — *Éléments d'histologie humaine*, Paris, 1856 et 1867.

Krause. — *Die Anatomie des Kaninchens*, p. 77-78. Leipzig, 1868.

Kulmus. — *Phocæ anatome*. Acta Curios. Naturæ. Vol. I, p. 9-29, obs. IV. 1730.

Lancereaux. — *Les rapports des lésions des capsules surrénales et de la maladie d'Addison*. Archives de médecine, 1890, janvier, et Revue de médecine, 1890.

Landois. — *Traité de Physiologie humaine*, trad. française, p. 187, 1893.

Langlois. — *Destruction des capsules surrénales sur le chien*. Comptes rendus Soc. Biologie, p. 444-448, 1893.

Langlois et Charrin. — *Lésions des capsules surrénales dans l'infection. Le foie chez le cobaye pyocyanique*. Comptes rendus Soc. Biologie, 29 juillet 1893.

Le Dentu. — *Affection chirurgicale des reins, des uretères et des capsules surrénales*. Paris, 1889.

Lefèvre. — *Contributions à l'étude de la maladie d'Addison*. Paris, 1890.

Letulle. — (1). *Note sur la dégénérescence graisseuse des capsules surrénales*. Bull. Société anatomiqne de Paris, 1889.

— (2). *Mort subite dans la tuberculose des capsules surrénales*. Presse médicale, 1894.

Lewin. — *Ueber Morbus Addisoni*, Charité Annalen, X.

Leydig. — (1). *Beitr. zur mikr. Anatomie d. Rochen und Haie*. Leipzig, 1852.

— (2). *Hist. Untersuchungen über Fische und Reptilien*. Berlin, 1853.

— (3). *Traité d'histologie*, p. 213-216, Paris, 1866.

Liebmann. — *Ueber die Nebennieren und die Sympathicus bei Hemicephalen* Inaug. Diss. Bonn, 1886.

Lomer. — *Ueber ein eigenthumlicher Verhalten der Nebennieren bei Hemicephalen*, Archiv für path. Anatomie und Phys. Bd XCVIII, p. 366-368, 1884.

Lukjanow. — *Éléments de Pathologie cellulaire*, trad. française par P. Fabre-Domerque et Aug. Pettit. Paris, 1895.

Luschka. — *Die Anatomie des Menschen*. Bd II, Abth. I, p. 368, Tubingen, 1863.

Magnus. — *Ueber das anat. Verhalten der Nebenniere, der Thyroïdea und Thymus und der Sympathicus bei Hemicephalen*. Inaug. Diss. Königsberg, 1889.

Malacarne. — *In ogetti piu interess. di Obstetrica e di Storia naturale*. R. Univ. de Padua, 2[da] sezione. Descrizioni di 4 monstri umani acefali, p. 9, 1807. (Pas trouvé.)

Manasse. — *Ueber die Beziehungen der Nebennieren zu den Venen und den venosen Kreislauf*. Arch. fur path. Anatomie und Phys., Bd CXXXV, t. 2, p. 263-276, 1894 (et analyse de **Retterer**, Revue des Sciences médicales, 1895).

Marage. — *Anatomie descriptive du Sympathique des oiseaux*. Thèse Paris, 1889.

Marchand. — (1) *Ueber eine eigenthumliche Erkrankung des Sympathicus, der peripherischen Nerven (ohne Bronzehaut)*. Arch. fur path. Anatomie und Phys., Bd I, p. 477-522, 1880.

— (2). *Ueber accessor. Nebennieren in ligamentum latum*. Archiv für path. Anatomie und Phys., t. 2, p. 11-20, 1883.

— (3). *Beitr. zur Kenntniss der norm. und pathol. Anatomie der Glandula carotica und der Nebennieren*. Intern. Beitr. zur. Medicin, Bd I, p. 535-581, 1891 (résumé in Centralblatt zur allg. Pathologie).

Marinio-Zuco. *Ricerche cliniche sulle capsule surrenali*. Atti della R. Acad. dei Lincei, an. 285, ser. IV. Rendiconti vol. IV, t. 12, p. 835-842, 1888.

Ch. de Martini. — *Sur un cas d'absence congénitale des capsules surrénales*. Comptes rendus Ac. des sciences, t. 43, p. 1052-1053, 1856.

Martinotti. — *Contributo alla studio delle capsule surrenali*. Giorna de R. Accademia de medicina (Torino), anno 95, n[os] 3-4, p. 299-301, 1892.

Mascagni. — *Geschichte ud Beschr. der einsaugenden Gefässe*, p. 65. 1787.

Mathias-Duval. — *Atlas d'Embryologie*. Paris, 1889.

Mattei (di). — *Sulle fibre muscolari lisse delle capsule soprarenali allo stato normale e patologico e sull'adenoma di questi organi*. Giornale d. R. Accad. di medicina (Torino), n° 6, p. 322-331, 1886.

Mayer (S.). — *Beobachtungen und Reflexionen über dem Bau und die Verrichtingen die sympath. Nervensystemes.* Sitz. der kais. Akad. d. Wiss. Math.-Naturw. Klasse. Abth. III, Bd LXV, H. 5, p. 157, 1872.

Meckel. — (1). *Ueber die Schildruse Nebennieren und einige ihnen verwandte Organe. Abhandl. aus der menschl. und vergl. Anatomie,* p. 1-94, Halle, 1806.

— (2). *Beschreibung dreier Kopfloser missgeburten.* Beitr. zur vergl. Anatomie, Bd I, t. II, p. 136, 1808.

— (3). *Ornithorynchi paradoxi descriptio anatomica.* Leipzig, 1826.

— (4). *Handbuch des menschlichen Anatomie,* Bd IV, p. 305. Halle und Berlin, 1815-1830. — *Manuel d'Anatomie,* t. III, p. 589-595. Paris, 1835.

Merckel. — *Die Krankheiten der Nebennieren,* Hdbuch der spec. Pathologie und Therapie, publié par **H. v. Ziemssen.** Bd. VIII, H. 2, p. 281-314. Leipsig, 1875.

Méry. — *Observations faites sur un fœtus humain monstrueux et proposées à l'Académie.* Hist. de l'Acad. des sciences de Paris, p. 13, et Mémoires, p. 8, année 1720.

Michael. — *Zum vorkommen accessorischer Nebennieren.* Deutsches Archiv für klinische Chirurgie, Bd XLIII, H. 1, p. 120-124, 1888.

Von Mihalcovics. — *Untersuchungen über die Entw. des Harn und Geschlectsapparates der Amnioten.* Internat. Monatschrift für Anatomie und Histologie. Vol. II, p. 387-401, 1885.

Milne-Edwards (H.). — *Leçons sur la physiologie et l'anatomie comparée de l'Homme et des Animaux,* t. VII, p. 215-218, Paris, 1862.

Minot (Ch. Sed). — *Morphology of the Suprarenal Capsules.* Proceed. of the American Assoc. for the Advanc. of science. Vol. XXXIV, 1885. (Pas trouvé.)

Mitsukuri. — *On the development of the suprarenal Bodies in Mammalia.* Quarterly Journal of microscopical Science, p. 17-30, 1882, et Studies from the Morphological Laboratory in the University of Cambridge, t. II, 1882.

Mivart. — *The Cat.* London, 1881.

Moërs. — *Ueber den feineren Bau der Nebenniere.* Archiv. für path. Anatomie und Phys., Bd XXIX, p. 336-358, 1864.

Möhring. — (1). *Lutræ maris systema urinosum et spermaticum.* Acta. Curios. Natur., vol. V, obs. 44, p. 169-173, 1740.

— (2). *Lutræ maris systema biliosum.* Ibid., obs. 44, p. 166-169, 1740.

Morano. — *Studio sulle capsule surrenali.* Naples, 1870.

Muller. — *Untersuchungen über die Eingeweide der Fische,* p. 7, Berlin, 1845.

Muller. — (1). *Anatomie und Physiologie des Rindes,* t. I. p. 277, 260 et 441. Berlin, 1876.

— (2). *Anatomie und Physiologie des Pferdes,* p. 505-506; 290, fig. 81; 132-159. Berlin, 1879.

Nägel. — (1). *Ueber die Struktur der Nebennieren.* Muller's Archiv. für Anat. und Phys., p. 365-383, 1838.

— (2). *De Renum succ. in mammalia structura penitiore.* Diss. inaug. Berolini, 1838.

Œsterlen. — *Beitr. z. Phys. des gesunden und kranken Organismus.* Iéna, 1843.

Oliver et Schafer. — *On the physiological action of extraits of the suprarenal capsules,* Journal of Physiology, XVI, 1894.

Otto. — *Handbuch der path. Anatomie des Menschen und der Thiere,* p. 313. Breslau, 1814.

Owen. — (1). Art. Monotremata in **Todd's** *Cyclopedia of Anatomy und Physiology,* p. 391, Londres, 1847.

— (2). *Anatomy of Vertebrates.* 3 vol. London, 1866-1868.

Pappenheim. — *Ueber den Bau der Nebenniere,* Arch. für Anat. Phys. und w. Med., p. 534-537, 1840.

Perrault. — *Suite des Mémoires pour servir à l'histoire des animaux.* Paris, folio, 1676.

Pettit (Auguste). — (1). *Sur un nouvel appareil à injection par pression continue.* Bull. Soc. Philomathique, 1894.

— (2). *Sur les capsules surrénales de l'Ornithorynchus paradoxus.* Bull. Soc. Zoolog., 25 déc. 1894.

— (3). *Sur les capsules surrénales et la circulation porte surrénale des Reptiles,* Bull. Soc. Zoolog., 10 déc. 1895.

— (4). *Remarques anatomiques et physiologiques sur les capsules surrénales des Téléostéens et des Dipnoïques.* Bull. du Muséum, n° 1, 1896.
— (5). *Sur le mode de fonctionnement de la capsule surrénale.* Comptes rendus Soc. Biologie, 21 mars 1896.
— (6). *Sur les capsules surrénales et la circulation porte surrénale des Oiseaux.* Bull. du Muséum, n° 3, 1896.
— (7). *De l'action de quelques substances toxiques sur la glande surrénale.* Bull. du Muséum, n° 4, 1896.
Pfaundler. — *Zur Anatomie der Nebenniere,* Sitz. kais. Akad. d. Wiss. Wien. Math.-Naturw. Bd 101, H. 1-20., Abth. III. 1892.
Philipeaux. — (1). *Sur l'extirpation des capsules surrénales chez les rats albinos.* Comptes rendus Ac. des sciences, 1856, t. 43, p. 1155-1156.
— (2). *Note sur l'extirpation des capsules surrénales chez les rats albinos.* Comptes rendus Acad. des sciences, 1856, p. 904-906.
Pilliet. — (1). *Capsule surrénale située sous la capsule fibreuse du rein droit.* Bull. Soc. Anat. de Paris, A. 68, s. 5, t. VII, n° 19, p. 478-487, 1893.
— (2). *Pigmentations et hémorragies expérimentales des capsules surrénales.* Comptes rendus Soc. Biologie, février 1894.
— (3). *Étude histologique sur les altérations séniles de la rate, du corps thyroïde et des capsules surrénales.* Archives de médecine expérimentale, 1894.
Pouchet et Tourneux. — *Précis d'Histologie.* Paris, 1879.
Poujol. — *Description anatomique d'un corps monstrueux.* Mém. pour l'histoire des sciences et des beaux-arts. Trévoux, 1706, article 96.
Quénu et Lejars. — *Études sur le système circulatoire.* Paris, 1894.
Rabl. — *Die Entwicklung und Strucktur der Nebennieren bei den Vogeln.* Archiv für mickroskopische Anatomie, Bd XXXVIII, H. 4. 1891.
Ranby. — *An Enquiry into a discovery, said to have been made by signor Vasalva of Bologna, of an Excretory Duct from the glandula renalis to the Epididymis.* Philosoph. Trans., n° 387, t. XXXIII, 1725.
Ranvier. — *Traité technique d'Histologie.* Paris, 1889.
Rathke. — *Entw. der Natter,* p. 159, 209. Königsberg, 1839.
Raüber. — *Zur feineren Strucktur der Nebennieren.* Inaug. Diss., Berlin, 1881. (Cité par Wiedersheim; je n'ai pu le trouver.)
Rayer. — *Anatom. Pathol. Untersuch. über die Nebennieren.* Lo Sperimentale, nov.
Rayer. — *Die Nebennieren und der Morbus Addisoni.* Berlin, 1883.
Raymon. — *De la pigmentation dans la maladie d'Addison.* Archives de Physiologie, 429-444, 1892.
Reitmann. — *De thyroidæ thymi atque suprarenalium glandularum in homine nascendo et nato functionibus,* in-4°. Argentorati, 1753.
Renaut. — (1). *Essai d'une nomenclature méthodique des glandes.* Archives de Physiologie, 1881.
— (2). *Observation pour servir à l'histoire de la maladie d'Addison et des tuberculoses locales.* Ibid.
— (3). *Traité d'Histologie pratique,* t. I. Paris, 1889-1893.
Retterer. — (1). *Note sur la technique des fibres-cellules.* Comptes rendus Soc. Biologie, 12 nov. 1887.
— (2). *Note de technique sur les injections naturelles.* Journal de l'Anatomie et de la Phys., 1894.
Retzius. — *Bemerkungen über Anastomosen zwischen der Pfortader und der untern Hohlader ausserhalb. der Leber.* Zeitschrift für Physiologie, p. 105-109, t. V, 1832.
Riegels. — *De usu glandularum superrenalium in animalibus et de origine adipis.* Hafniæ, 1790.
Roger. — (1). *Capsules surrénales lésées par l'infection pneumo-bacillaire.* Comptes rendus Soc. Biologie, 27 janvier 1894.
— (2). *Les lésions des capsules surrénales dans les maladies infectieuses.* Comptes rendus Soc. Biologie, 27 janvier, 1894 et Presse Médicale, 3 février 1894.
Rokitansky. — *Handbuch der path. Anatomie,* Bd III, p. 478. Wien, 1842.
(D'après Schimd'ts Jahrbuch, 1838, Bd XX, p. 173-177.)

Rolleston. — *Note on the Anatomy of the Suprarenal Bodies*. The Journal of Anatomy and Physiology, vol. XXVI, new series, Vol. VI, part. IV, p. 548-543, 1892.
Roloff. — *Ein Fall von Morbus Addisoni mit Atrophie der Nebennieren*. Beitr. zur path. Anat. und allg. Pathologie, 1891. — **Rösel**. Anatomie des Frontes, p. 21 et 22.
Russel. — *Address on the Characteristic Organism of Cancer*. The Lancet, 13 déc. 1890, p. 1359.
Sandifort. — *Museum anatomicum*, vol. I., sect. V. *Partes molles morbosa*. p. 250, XXX et XXXI, 1793.
Sappey. — (1). *Description et iconographie des vaisseaux lymphatiques*. Paris, 1885. — (2). *Traité d'Anatomie*, 1888.
Schellhammer. — *Phocæ maris Anatome in Academiæ kilonense suscepta mense decembri* 1699. Eph. Natur. Curios. Dec. III, ann. VII et VIII, append. 415-29, 1702.
Scheuchzer. — *Muris alpini Anatome*. Philosoph. Trans., t. XXXIV, n° 397, 1702.
Schiff. — *Sopra l'etirpazione delle capsule soprarenali*, p. 234-237, l'Imparziale, 1863.
Schmorll. — *Zur Kenntniss der accessorischen Nebennieren*. Beitr. zur. path. Anat. und z. allg. Pathologie, p. 523-529, 1890.
Schmidt. — *Dissertatio de glandulis suprarenalibus*. Traj. ad Viadrum, 1785.
Schmitz. — *De renum succenturiatorum anatomia, physiologia et pathologia*. Bonn, 1842.
Sebastian. — *De renibus accessoriis*, 1837.
Seger. — *Echini terrestris utriusque sexus Anatome*. Eph. Nat. Curios. Dec. I. Ann. II, p. 115-116, 1671 (1688).
Seiler. — *Artikel :* NEBENNIEREN, in *Med. Realwörterbuch*, herausgegeben von **Pierer** und **Choulant**, Altenburg, 1823.
Semon. — *Studien uber die Bauplan des Urogenital systems der Wirbelthiere*. Jenaische Zeitschrift, t. XXVI, 1891.
Semper. — *Das Urogenital System der Plagiostomen*. Arbeit aus d. Zool. — Zool. Institut Wurzburg, t. II, 1875.
Siebold et Stannius. — *Nouveau manuel d'Anatomie comparée*. Paris, 1849.
Solger. — *Anat. Enleit S. Harnapparat. Nebenniere klin. Hdbuch d. Harn-und sexual Organ*.
Solger. — *Anat. Enleit. Harnappart. Nebennière*. In : *Klin. Hdbuch d. Harn-und Sexual Organ de* **Zulger**. Abth. I, p. 1-571, Leipzig, 1893.
Sömmering. — (1). *Beschr. und Abbild. einiger Missgeburten*, p. 12, Maint. 1792. — (2). *Lehre von den Eingeweiden und Sinnesorgan des mensch. Körpers. Umgearbeitet und beendigt, von* **E. Husckhe**, p. 355-364. Leipzig, 1844.
Stannius. — (1). *Ueber Nebennieren d. Knockenfische*. Archiv für Anat. Phys. und wiss. Medicin (p. 97-101), 1839.
— (2). *Beobacht. über Verfungungsvorgange in thierische Organismus*, Rostock und Schwerin, 1853.
Steller. — *De Bestiis marinis*. Novi Comment. Ac. Petrop., t. II, p. 289-398, 317, 344, 1749.
Stilling. — (1). *Zur Anatomie der Nebennieren*. Archiv. für path. Anatomie und Phys., p. 324-346, 1887.
— (2). *A propos de quelques expériences nouvelles sur la maladie d'Addison*. Revue de médecine, 1888.
— (3). *Note sur l'hypertrophie compensatrice des capsules surrénales*. Revue de Médecine, p. 459-461, 1890.
Süe. — *Description anatomique de trois loutres femelles*. Mémoires présentés par les savants étrangers à l'Acad. des sciences de Paris, t. II, p. 197-210, 1755.
Supino. — *Sulla fisico-patologia delle capsule surrenali*. Reforma medica, sept. 1892.
Swammerdam. — *Biblia naturæ*, t. II, p. 794.
Swann. — *Illustrations of the comparative Anatomy of Nervous System*, 1825.
Szymonovicz. — *Akad. Krakau*, 1885 (cité d'après Dubois).
Tchircoff. — *Ueber die Blutveränderungen bei der Addison'schen Krankheit*, p. 87-100. Zeitschr. für klin. Medicin, 1891.
Testut. — *Anatomie descriptive*, Paris.
Thiroloix. — (1). *Procédé d'ablation sur le chien des capsules surrénales, ectopie de ces organes*. Mercredi médical, p. 557, Paris, 1892.

— (2). *Fonction des capsules surrénales*. Société anatomique, déc. 1893.

Thune. — *Collectanea ad physiologiam et pathologiam renum succenturiatorum*, Halle.

Tiedmann. — *Anatomie der kopflosen Missgeburten*. Landshut, 1843.

Tizzoni. — *Ueber die Wirkungen der Extirpation der Nebennieren auf Kaninchen, Experimental-Untersuchungen*. Beitr. zur patholog. Anat. und z. allg. Path., 1889.

Tuffier. — *La capsule adipeuse du rein*. Revue de chirurgie, 1890.

Tuffier et Lejars. — *Les veines de la capsule adipeuse du rein*. Archives de physiologie, 1892.

Valenti. — *Sullo sviluppo delle capsule surrenali nel pollo ed in alcuni mammiferi*. Pise, 1888.

Virchow. — *Zur Chemie der Nebennieren*. Archiv. für path. Anatomie und Phys., XII, p. 483, 1857.

Vogt et Yung. — *Traité d'anatomie comparée pratique*, 23e livraison, p. 947. Paris, 1894.

Voigtel. — *Handbuch der path. Anatomie mit Zunätz. von Meckel*, Bd I. Halle, 1804.

Vulpian. — *Note sur quelques réactions propres à la substance des capsules surrénales*. Moniteur des hôpitaux de Paris, 1866.

Wagner. — *Icones zootomicæ*, pl. XXII, fig. 31, 1841.

Weigert. — *Hemicephalie und Aplasie der Nebennieren*. Archiv für path. Anatomie und Phys., Bd C, p. 176-179, 1885.

— *Nachtrag zur Mitth. Ueber Hemicephalie und Aplasie d. Nebennieren*. Ibid., Bd. CIII, p. 204, 1886.

Weldon. — (1). *On the head kidney of Bdellostoma with a suggestion as to the origin of the suprarenal Bodies*. Stud. from the morphol. Laboratory in the University of Cambridge, t. II, et Quarterly journal of microsc. Science, t. XXIV, p. 171-183, 1884.

— (2). *On the suprarenal Bodies of Vertebrata*. Quarterly journal of microsc. Science, t. XXV, p. 137-151, 1885.

Welsch et Delphinus. — *Examen renum succenturiatorum*. Lipsiæ, 1691, in-4°.

Werner. — *De capsulis suprarenalibus*. Inaug. Diss., Dorpat, 1857.

Wiedersheim. — (1). *Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere, auf Grundlage der Entwicklungsgeschichte*, 2e éd. Iéna, 1886.

— (2). *Manuel d'anatomie comparée des Vertébrés*, trad. Moquin-Tandon, Paris, 1890.

Zander. — *Ueber functionnelle und genetische Beziehungen der Nebennieren zu anderen Organ, speciell zu Grosshirn. Kritische Studien auf grund von Beobacht. an menschl. Missgeburten*, Beitr. z. path. Anatomie und z. allg. Pathol., VII, p 439-535, 1890.

Ziegler. — *Lehrbuch der sp. pathol. Anatomie*, t. II, p. 796-797. Iéna, 1890.

Zellweger. — *Untersuchungen über die Nebennieren*. Frauenfeld, 1858.

Explication des Planches.

Planche VIII.

Lettres communes à toutes les figures de la planche VIII.

c. s. d., capsule surrénale droite.
c. s. g., capsule surrénale gauche.
r. d., rein droit.
r. g., rein gauche.
a. o., aorte.
ac, ac_1, ac_2, ac_3., artères capsulaires.
am, am_1, am_2, am_3, am_4., artères mésentériques.
v. c., veine cave.
v. c. a., veine capsulaire.
v. p. s., veine porte surrénale.

Fig. 1. — Capsules surrénales de *Testudo sulcata* vues par face ventrale. *c, s, a*, capsule surrénale accessoire.

Fig. 2. — *Alligator lucius* ♂. Capsule surrénale droite supposée relevée avec le testicule dans le plan sagittal de l'animal. *v*, vertèbre; *tr*, trou de conjugaison; *gg*, ganglions sympathiques; *n, i*, nerf intercostal; *v, p, s*, veine porte surrénale ramenant le sang du sinus neural et de l'espace intercostal correspondant (branches supprimées ici).

La veine porte se capillarise (*s*) à la face de la capsule avec le sang ramené par un vaisseau spécial (*v. p. t.*) du testicule, *t*.

Fig. 3. — *Monitor niloticus* ♂. Capsules surrénales vues par la face ventrale. *t*, testicule; *c. d.* canal déférent.

Fig. 4. — *Spilotes*. Capsules surrénales et vaisseaux vus par la face ventrale. Tous les autres organes ont été supprimés.

Fig. 5. — *Tropidonotus natrix* ♀. Capsules surrénales, organes génitaux et replis péritonéaux vus par la face ventrale. Afin de mettre en évidence la vascularisation de la capsule droite, celle-ci a dû être libérée de ses adhérences avec la veine cave et écartée de sa position réelle. *Ov*, ovaire; *o*, oviducte; *tr*, trompe; *m*, repli péritonéal.

Fig. 6. — *Pytho Sebaï*. Capsules surrénales et vaisseaux vus par la face ventrale. Les organes génitaux et les replis péritonéaux ont été supprimés; *v, j*, veines de Jacobson. Le système porte surrénal, *v. p. s.*, est représenté par un nombre variable d'origines porte. Chacune de celle-ci, *v. p. s.* 2, 3, 4, 5, comprend un rameau intercostal, *i*, et une branche s'enfonçant en *s*, par le trou de conjugaison dans le sinus neural.

Fig. 7. — *Rana esculenta*. Capsules surrénales, reins et oviductes vus par la face ventrale.

Fig. 8. — Capsules surrénales de *Protopterus annectens*.

Fig. 9. — *Anguille*. Sur le même dessin sont figurées les deux positions qu'occupent le plus fréquemment les capsules surrénales. Après qu'on a mis à nu la face ventrale des reins, celles-ci apparaissent sous forme de deux petites masses blanches situées soit (*c, s*, 1) au voisinage du point (*p*,) où la veine cardinale émerge du parenchyme rénal, soit (*c*, s_2,) un peu en arrière.

Fig. 10. — *Congre* vu par la face ventrale. La paroi (*p*) abdominale a été incisée et un volet rabattu en avant : *a*, anus; *r*, rectum; *c*, tube digestif; *ov*, glandes génitales écartées de la ligne médiane.

Fig. 11. — Capsules surrénales, vaisseaux et reins chez le même animal.

Fig. 12. — Position réciproque des capsules chez le même animal : *a*, vues de face; *b*, vues de profil.

Fig. 13. — *Tinca vulgaris*. Cavité abdominale, portion dorsale; le rein a été enlevé; *ah*, arc hémal.

Fig. 14. — *Scyllium catulus*. Cavité abdominale, portion dorsale. Les reins ont été enlevés; leur extrémité antérieure est marquée par les deux points; *a, b*, artères branchiales; *a, x*, artères axillaires; *c, i*, corps interrénal.

Fig. 15. — *Torpedo narke*. Capsules surrénales et reins vus par la face

dorsale. La première paire de capsules (*cs*) est en contact avec l'artère axillaire ; les autres sont situées sur le trajet d'une artère intercostale à la face dorsale des reins ; *c, i*, corps interrénal en partie masqué par l'artère aorte.

PLANCHE IX.

FIG. 1. — Coupe d'ensemble à un faible grossissement de capsule surrénale d'*anguille*. *c.c.*, capsule conjonctive ; *v*, vaisseaux ; *l*, cylindres avec leurs lumières. Liquide Flemming, coloration de Benda.

FIG. 2. — Quelques cylindres de la fig. 1 vus à un fort grossissement. *c.c.*, capsule conjonctive ; *v*, vaisseaux. l_1, l_2, lumières des cylindres tapissées par des cellules columnaires, c_1. On observe en certains points des cellules arrondies et claires, c, c_2. La lumière des cylindres est occupée par une masse amorphe parsemée de noyaux, *n* ; même technique.

FIG. 3. — Capsule surrénale d'*anguille* normale vue à un fort grossissement. *v*, vaisseaux avec globules sanguins, *h*. La lumière, *l*, des cylindres tapissés par des cellules surbaissées, *c*, est remplie par une grande quantité de masse amorphe parsemée de noyaux. Liquide de Zenker, hématoxyline, éosine.

FIG. 4. — Coupe d'ensemble (au même grossissement que la fig. 1) de la capsule surrénale d'une *anguille* à laquelle 107 jours auparavant avait été extirpée l'autre capsule. *c.c.*, capsule conjonctive ; v_1, v_2, v_3, v_4, vaisseaux, dont le calibre est augmenté. Certains cylindres, l_2, se présentent comme des masses compactes. Liquide de Flemming, coloration de Benda.

FIG. 5. — Quelques cylindres de la fig. 3 vus à un fort grossissement (le même que pour la fig. 2). v_1, v_2, vaisseaux renfermant des globules sanguins *h*, les cylindres sont tapissés par de volumineuses cellules, *c* ; la lumière (l_1, l_2, l_3) est plus petite qu'à l'état normal. Même technique.

FIG. 6. — Quelques cylindres vus à un fort grossissement de la capsule surrénale d'une *anguille* intoxiquée par la pilocarpine. Mêmes lettres que fig. 5. Liquide de Zenker. Hématoxyline, éosine.

FIG. 7. — Quelques cylindres, vus à un fort grossissement, d'une *anguille* tuée par la toxine diphtéritique. Le tissu conjonctif, *v*, interposé aux cylindres, est sclérosé ; les cellules, *c*, sont représentées par des éléments surbaissés dont le noyau est refoulé à la périphérie. La lumière, *l*, est remplie d'une quantité anormale de masse amorphe parsemée de noyaux, *n*.

FIG. 8. — Coupe vue à un faible grossissement de capsule surrénale de *Cobaye* intoxiqué par la toxine diphtéritique. c_1, cellules de la substance corticale plongées dans des lacs sanguins, *s* ; c_2, cellules de la substance médullaire ; c_3, cellules corticales peu altérées. Liquide de Zenker. Hématoxyline.

FIG. 9. — Quelques cellules (*c.*) corticales normales de la capsule du *Cobaye* (fort grossissement). *n*, noyau ; *r*, réseau ; *v*, vacuoles. Liquide de Lindsay, coloration de Benda.

ÉTUDES
SUR L'EMBRYOLOGIE DES CHÉIROPTÈRES

Par MATHIAS DUVAL

(*Suite*[1].)

PLANCHES X ET XI.

CHAPITRE CINQUIÈME

FERMETURE DE L'AMNIOS, APPARITION DE L'ALLANTOÏDE ET FORMATION DU PLASMODE ECTOPLACENTAIRE.

Dans ces coupures artificielles, nécessaires pour exposer méthodiquement les faits, nous donnons au présent chapitre un titre se rapportant aux phénomènes qui se passent dans les annexes (amnios, allantoïde, formation placentaire), ainsi que nous l'avons fait déjà précédemment. Ce sont en effet les annexes embryonnaires que nous nous proposons d'étudier avec le plus de détails. Nous verrons cependant que pendant ce stade d'occlusion de l'amnios et d'apparition de l'allantoïde, le corps de l'embryon se délimite nettement, ses extrémités céphalique et caudale se caractérisent, le cœur apparaît, le mésoderme s'achève et se clive pour former le cœlome, etc.

Parmi les très nombreux processus à étudier, nous commencerons par la formation du plasmode ectoplacentaire et nous lui consacrerons le premier paragraphe du présent chapitre ; d'abord parce qu'ainsi nous aurons immédiatement la suite des faits exposés dans le dernier paragraphe du chapitre III ; puis parce que cette formation est assez simple, et reproduit, au moins en grande

1. Voir le *Journal de l'Anat. et de la Physiol.* Mars-avril 1895 ; sept.-octobre 1895 ; mars-avril 1896.

partie, des transformations déjà connues chez les Rongeurs et les Carnassiers ; enfin parce que nous avons besoin de connaître ce que ces processus ont de particulier chez le Murin pour pouvoir comprendre ensuite ce qui se passe au niveau de la région de l'occlusion de l'amnios. D'autre part, cette étude de la formation du plasmode ectoplacentaire n'exige pas une sériation minutieuse des pièces; c'est pourquoi nous ne ferons cette sériation qu'à propos des processus plus complexes qui seront étudiés dans le second paragraphe.

1° *Formation du plasmode ectoplacentaire.*

Sous le titre de *fixation de l'œuf* (chap III, paragr. 6) nous avons vu comment, dans l'hémisphère supérieur de l'œuf, en dehors de la région amniotique, c'est-à-dire dans la zone dite *anneau placentaire* par Van Beneden, l'ectoderme, d'abord attaché à la muqueuse utérine par simple contiguïté intime de tissus, s'implante graduellement dans le terrain maternel par le fait d'épaississements locaux, de poussées ectodermiques (fig. 83, 88, pl. III), poussées que nous avons même déjà vues prendre les caractères plasmodiaux plus ou moins accentués (fig. 90). En même temps nous avions constaté, du côté de la muqueuse utérine, après disparition de son épithélium, une multiplication des capillaires (fig. 88), dont les uns demeurent formés par un endothélium à peu près normal, tandis que les autres (les plus profonds, les plus éloignés de l'ectoderme) étaient caractérisés par une hypertrophie de leurs cellules endothéliales et acquéraient ainsi une épaisse paroi protoplasmique semée de noyaux (fig. 89).

Ce sont ces deux phénomènes, transformation de l'ectoderme de l'œuf et modification des capillaires de l'utérus, que nous allons voir se prononcer de plus en plus dans le présent stade.

Ce stade commence avec la figure 98 (pl. IV), laquelle appartient à un Murin que nous étudierons plus loin sous le nom de pièce *m*. La figure 99 représente l'état de l'ectoderme et des capillaires de la muqueuse utérine de cette pièce *m*, à un grossissement de 400 fois environ. De droite à gauche, c'est-à-dire de la surface vers la profondeur, les parties se présentent dans l'ordre et avec les dispositions suivantes :

D'abord, en E, l'ectoderme de l'œuf formé de plusieurs couches de cellules, à savoir : premièrement une couche basale d'éléments à peu près cylindriques, se colorant fortement par le carmin aluné aussi bien que par l'hématoxyline (couche dite *cytoblaste* par Van Beneden); secondement une couche de transition dont les caractères sont intermédiaires entre ceux de la précédente et ceux de la suivante ; enfin et en troisième lieu, une couche *plasmodiale* (plasmodiblaste de Van Beneden), non encore continue, mais représentée surtout par des poussées plasmodiales qui s'insinuent entre les capillaires maternels les plus superficiels.

Vient ensuite la zone de la muqueuse riche en capillaires néoformés, et on peut distinguer dans ces capillaires trois types successivement disposés en allant de la superficie à la profondeur de la muqueuse, à savoir: premièrement (en 1, 1, fig. 99) les capillaires en contact avec l'ectoderme et plus ou moins enveloppés par les poussées plasmodiales de celui-ci ; nous les nommerons *capillaires intraplasmodiaux*, ou *vaisseaux intraplasmodiaux*, parce que leur destinée est d'être entièrement englobés dans le plasmode placentaire ; ces capillaires sont formés de cellules endothéliales très légèrement hypertrophiées, mais bien distinctes les unes des autres, à peu près normales en somme ; secondement (en 2, 2, fig. 99) des capillaires à cellules endothéliales très hypertrophiées, tendant à se fusionner en une paroi plasmodiale semée de noyaux (voir les stades ultérieurs) ; nous les nommerons *capillaires* ou *vaisseaux épiplasmodiaux*, parce que leur destinée ultérieure est de demeurer à la surface du plasmode placentaire et d'y former une couche de plus en plus différenciée; enfin troisièmement (en 3, fig. 99) on trouve des capillaires situés dans une couche plus profonde de la muqueuse, et dont la constitution est entièrement normale (minces cellules endothéliales avec noyaux d'aspect plus ou moins fusiforme sur les coupes) ; nous ne donnerons pas de nom spécial à ces capillaires, au moins pour le moment, car ce n'est pas leur assigner une dénomination spéciale que de les désigner sous le terme de *capillaires normaux*. On voit, sur la figure 99, l'un de ces capillaires (un seul est présent sur cette préparation, car en effet ces capillaires sont infiniment moins nombreux que les autres) se continuer avec un capillaire épiplasmodial. Nous devons dire en effet, dès maintenant, et nous montrerons plus tard, que les capillaires intraplasmodiaux étant les

voies de circulation du sang maternel dans l'ectoplacenta, les capillaires épiplasmodiaux en sont les voies efférentes et se continuent avec les capillaires normaux sus-indiqués (en 3), lesquels sont les origines des veines utérines. Restera donc à déterminer quelles sont les voies afférentes, ce que nous ne pourrons faire que beaucoup plus tard, alors que la formation placentaire sera très développée et sa circulation bien typiquement coordonnée.

Enfin, pour achever l'étude de la figure 99, nous avons, à l'extrémité gauche de cette figure, la partie profonde de la muqueuse, partie dans laquelle on trouve ce qui reste des glandes utérines, plus ou moins abondantes selon les régions. Cette partie profonde de la muqueuse est caractérisée déjà par un aspect et une constitution particulières ; elle est formée de cellules conjonctives fusiformes, très tassées les unes contre les autres, dont les noyaux se colorent fortement ; elle a donc un aspect foncé et compact, dont l'uniformité n'est interrompue que par la présence des tubes glandulaires. Nous lui donnerons le nom de *couche compacte de la muqueuse utérine*, pour la distinguer de la couche plus interne qui renferme les capillaires normaux et les *capillaires épiplasmodiaux*, laquelle couche, formée de cellules conjonctives étoilées, assez distantes les unes des autres, peu colorées, se présente comme une zone claire, de plus en plus distincte (voir la fig. 114), et prendra par suite le nom de *couche claire* de la muqueuse utérine.

Par l'étude de cette figure 99 nous venons de prendre pour ainsi dire possession des parties essentielles dans le développement du placenta et d'en établir la nomenclature. Il est remarquable, et au premier abord désagréable de voir que, à chaque nouveau type de placenta, il devienne nécessaire de faire usage de nouvelles dénominations ; c'est que, quoique les placentas que nous avons étudiés jusqu'ici soient, d'une manière générale, constitués par des formations semblables, ces formations prennent des aspects et des dispositions très différentes selon les cas. A cet égard, nous devons signaler spécialement ici les capillaires maternels du placenta. Ils ne se réduisent pas dès le début à l'état de lacunes creusées en plein plasmode, comme chez les Rongeurs, et par suite ne peuvent porter le nom de *lacunes sanguimaternelles* que nous avons dû employer pour le placenta du Lapin, du Rat, de la Souris et du Cochon d'Inde. Chez le Murin, quoique

enveloppés par le plasmode, ces capillaires conservent leur paroi propre endothéliale ; ils forment donc, avec les éléments ectodermiques de l'œuf, une sorte d'*angioplasmode* analogue à celui des Carnassiers; mais si cette dernière dénomination convient au début de la formation du placenta du Murin, elle ne conviendrait plus pour son placenta achevé, car cette paroi endothéliale doit disparaître ultérieurement, tardivement il est vrai, et alors c'est l'expression de lacunes sanguimaternelles qui deviendra exacte à son tour, pour le Murin comme pour les Rongeurs. De plus, dans l'évolution du placenta du Murin, une chose spéciale est la structure et le sort ultérieur des divers ordres ou zones de capillaires; c'est pour nous mettre en état de suivre cette évolution que nous avons dû insister sur la distinction de *capillaires intraplasmodiaux* et de *capillaires épiplasmodiaux*. Cette nomenclature, qui sera de plus en plus justifiée par la suite, aura encore l'avantage de nous faciliter la critique de travaux où les parties ont été mal interprétées, le grand développement des capilllaires épiplasmodiaux ayant amené certains auteurs à confondre la paroi plasmodiale de ces capillaires avec le plasmode ectoplacentaire proprement dit, ou du moins à rechercher dans le premier l'origine du second.

Cette nomenclature et ces distinctions étant bien établies dès l'état représenté par la figure 99, l'étude de l'évolution ultérieure du placenta va nous être très facile, car elle consistera à voir s'accentuer de plus en plus les caractères spéciaux des couches que nous venons d'établir.

La figure 110 (pl. IV) est d'un Murin, qui sera plus loin décrit et mis en série sous le nom de pièce *n* (voir la fig. 103), c'est-à-dire qu'il s'agit ici d'un sujet présentant déjà un bourgeon allantoïdien bien saillant dans le cœlome creusé à la région postérieure du mésoderme (fig. 103). L'état actuel des parties placentaires sera caractérisé en peu de mots: le fait le plus frappant est le très grand développement des *capillaires épiplasmodiaux* (2, 2,), qui forment maintenant une couche bien distincte; nous les verrons acquérir ultérieurement des parois protoplasmiques plus épaisses, semées de plus nombreux noyaux, mais rarement nous trouverons ces capillaires aussi serrés et agglomérés en une couche spéciale que dans cette pièce particulièrement favorable pour cette étude. En dedans et en dehors de ces capillaires épiplasmodiaux, sont d'une part les capillaires intraplasmodiaux (en 1, 1), qui commencent en effet à être entièrement enve-

loppés par le plasmode ectoplacentaire, et d'autre part les capillaires normaux de la muqueuse utérine (en 3, 3) lesquels sont vus ici dans leurs trajets de la couche claire (4) à la couche compacte (5) de la muqueuse. Tel est l'état des parties d'origine maternelle. Quant à l'ectoderme de l'œuf il présente ici une couche basale (cytoblaste) très nette (en C), doublée d'une épaisse formation plasmodiale (en P), presque sans interposition de couche intermédiaire. C'est qu'en effet le développement de cette dernière couche est variable selon les sujets, et surtout, nous allons le voir, selon les points considérés.

Avec la figure 114 (pl. IV) nous trouvons la formation placentaire arrivée à ce que nous pouvons appeler l'état caractéristique du stade correspondant au présent chapitre; aussi avons-nous représenté toute l'épaisseur de la paroi utérine avec l'ectoplacenta qu'elle porte. Cette figure 114 est de l'utérus dont une coupe d'ensemble est reproduite dans la figure 111, c'est-à-dire appartient à un Murin qui sera ultérieurement décrit et catalogué sous le titre de pièce *p*. La figure 114 représente donc, à un grossissement de 150 fois, toute l'épaisseur des parois utérines de la région *a* de la figure 111. Nous allons passer en revue ses diverses parties, en allant de l'ectoplacenta à la surface extérieure de l'utérus, c'est-à-dire en allant de droite à gauche sur la figure.

Nous trouvons d'abord (en C) la couche basale de l'ectoplacenta, ou couche du cytoblaste de Van Beneden. Les cellules en sont plutôt cubiques que cylindriques. Ce que cette couche présente de remarquable c'est qu'elle émet, assez régulièrement, de place en place, entre les capillaires (1, 1), des poussées de cellules également cubiques et très colorables, qui pénètrent dans la couche plasmodiale et se fondent avec elle, grâce à une formation intermédiaire (couche intermédiaire étudiée à propos de la fig. 99) où nous trouvons les formes de transition entre la couche basale et la couche plasmodiale. Ces poussées du cytoblaste ou couche basale répondent à un double processus. Elles sont d'une part des points d'accroissement du plasmode, qui emprunte sans cesse des éléments nouveaux à la couche basale, qui est sa source première et qui demeure sa couche génératrice, quoique ce plasmode s'accroisse aussi par lui-même (multiplication caryocinétique peu intense de ses noyaux). Elles représentent d'autre part les points où l'ectoplacenta va se creuser, à sa face interne ou profonde, de dépressions en doigt de

gant, pour recevoir le mésoderme sous forme de villosités plus tard vascularisées, pour être en un mot, comme toutes les autres formations ectoplacentaires (Rongeurs et Carnassiers), remanié par le mésoderme puis par les vaisseaux allantoïdiens (voir ci-après la fig. 129, pl. V, et les planches suivantes).

Vient ensuite la couche plasmodiale (P, fig. 114), qui a acquis maintenant une individualité et une épaisseur remarquable. En effet il ne s'agit plus, comme dans les figures 99 et 110, de poussées plasmodiales pénétrant, chacune pour son compte, entre les capillaires. Ces poussées primitives ont complètement entouré les capillaires correspondants (qui désormais méritent bien le nom d'*intraplasmodiaux*), se sont soudées les unes aux autres et forment maintenant une puissante couche, limitée en dehors, c'est-à-dire à sa surface, par une ligne régulière, parallèle à la ligne de la couche basale, contiguë à la couche des capillaires épiplasmodiaux, et interrompue seulement de place en place par le passage des capillaires établissant la continuité entre les capillaires intraplasmodiaux et épiplasmodiaux. Cette belle formation plasmodiale est composée de protoplasma et de noyaux caractéristiques. Le protoplasma est finement granuleux, se colorant d'une manière uniforme et avec une intensité moyenne. Les noyaux ont pris un aspect dont les figures 99 et 110 nous montraient déjà les phases préparatoires. Ils sont devenus très volumineux, et leur matière chromatique s'est condensée en une couche périphérique et un amas central, reliés par de minces tractus étoilés. Il en résulte que, à un faible grossissement, ces noyaux, généralement ovalaires, se montrent comme une tache blanche (fig. 114) avec un contour foncé et un point foncé au centre; ils tranchent ainsi en clair sur le protoplasma uniformément coloré qui les renferme. Ainsi est établi un double contraste entre la couche plasmodiale et la couche basale de l'ectoplacenta: la couche basale se colore très fortement, et apparaît comme une zone foncée avec des noyaux plus foncés encore; la couche plasmodiale se colore avec une intensité moyenne, plutôt faible, et apparaît comme une couche relativement pâle avec des noyaux plus pâles encore. Nous n'avons rien de particulier à dire sur les capillaires intraplasmodiaux.

A la couche plasmodiale de l'ectoplacenta, et en dehors d'elle, est immédiatement juxtaposée la couche des capillaires épiplasmodiaux (en 2, fig. 114). On voit que, déjà, sur la figure 114, la paroi

de ces vaisseaux est une épaisse formation protoplasmique semée de nombreux noyaux disposés en stratifications multiples et irrégulières. On aurait peine à croire qu'une semblable paroi résulte de la transformation de l'endothélium vasculaire primitif, si avec les figures 99 et 110 nous n'avions assisté aux phases successives de cette transformation, et si, à l'heure actuelle, nous ne trouvions toutes les formes de transition entre cette épaisse paroi protoplasmique à noyaux multiples et l'endothélium normal ou à peu près des capillaires intraplasmodiaux d'une part, des capillaires normaux de la muqueuse utérine d'autre part. Or précisément la figure 114 nous fait assister à toutes ces transitions, en nous montrant la continuité entre ces divers ordres de capillaires.

Parmi ces lieux de continuité et formes de transition, nous devons nous arrêter sur les petits vaisseaux, si évidents et si nombreux dans la figure 114, qui joignent les capillaires intraplasmodiaux profonds (voisins de la couche basale) et les capillaires épiplasmodiaux. Nous voyons, sur cette figure, que ces petits vaisseaux, situés dans les zones superficielles ou externes du plasmode, ont des parois à cellules endothéliales hypertrophiées, mais peu épaisses, et avec une seule rangée de noyaux; en un mot ces capillaires intermédiaires, mais situés en plein plasmode, sont constitués comme l'étaient précédemment (sur la fig. 110) les capillaires typiquement épiplasmodiaux. Cela semble indiquer que le plasmode ectoplacentaire, dans sa marche envahissante, dans sa rapide progression (de la fig. 110 à la fig. 114), a enveloppé quelques-uns des capillaires épiplasmodiaux primitifs; mais dès lors la paroi protoplasmique de ces capillaires devenus intraplasmodiaux cesse de s'hypertrophier; elle demeure à l'état acquis, ou même rétrograde bientôt, comme nous le verrons plus loin, de sorte qu'en définitive la constitution des capillaires épiplasmodiaux et celle des intraplasmodiaux est extrêmement différente et caractéristique, malgré quelques formes de transition, qui sont plus ou moins temporaires, ou peuvent, mais rarement, persister un certain temps, comme nous aurons occasion de le voir.

Nous venons de dire que, en général, ces capillaires, primitivement épiplasmodiaux, puis devenus intraplasmodiaux, voient s'arrêter puis rétrograder l'hypertrophie de leur paroi protoplasmique; cet énoncé n'a d'autre valeur que celle d'un énoncé descriptif, traduisant ce fait que finalement on ne trouve dans le plasmode

presque plus que des capillaires à paroi endothéliale mince et à peu près normale. Ce n'est pas une explication basée sur une constatation directe d'un processus régressif, qu'il serait si difficile de suivre. D'autres explications seraient aussi bien possibles, par exemple que tous les capillaires à épaisse paroi protoplasmique englobés hâtivement dans le plasmode ectoplacentaire, en émergent peu à peu, se retirant à la surface de ce plasmode. Nous ne saurions choisir entre ces diverses explications, et nous avons tenu surtout à indiquer le fait, la disposition définitive, typique, qui justifie nos distinctions et expressions de capillaires épiplasmodiaux et capillaires intraplasmodiaux.

En continuant l'examen de dedans en dehors des couches de la figure 114, après la couche des capillaires épiplasmodiaux, nous trouvons la *couche claire de la muqueuse* (en 4, fig. 114). C'est seulement maintenant (comparer avec les fig. 99 et 110) que cette couche est bien caractérisée, tranche nettement sur ses voisines, et par suite est bien distincte, même à un très faible grossissement, sur une coupe d'ensemble (voir la fig. 111). Elle réalise, comme structure, le type de tissu conjonctif embryonnaire lâche, étant formée de cellules étoilées, notablement écartées les unes des autres, avec interposition d'une substance intercellulaire transparente, non colorable (carmin aluné, hématoxyline, safranine). Du côté de la couche compacte, elle est très nettement limitée, la couche compacte commençant brusquement, sans transition (5, fig. 114). Du côté de la couche des capillaires épiplasmodiaux on ne peut pas dire qu'elle soit limitée, car elle s'insinue dans les interstices de ces capillaires; en réalité il faudrait dire que la couche des capillaires épiplasmodiaux est située dans la zone interne de cette couche claire. Mais parfois ces capillaires sont si serrés, que seulement quelques rares cellules sont placées de distance en distance dans leurs intervalles (comme cela a été antérieurement représenté dans la fig. 110), et alors couche claire de la muqueuse et couche des capillaires épiplasmodiaux sont choses bien distinctes et dont les dispositions justifient notre nomenclature. Du reste cette couche claire de la muqueuse n'a qu'une importance topographique; bien visible sur les coupes d'ensemble, et contribuant à accentuer le dessin de stratification des diverses couches, elle devait être signalée et recevoir une dénomination. Mais elle n'est le siège d'aucune évolution particulière; ses éléments ne constituent rien de particulier dans le placenta.

Ceci demande cependant une petite restriction. Il est certains vaisseaux capillaires (car dans tout ceci nous ne trouvons guère que des capillaires) auxquels les cellules de cette couche claire forment une gaine adventice particulière en se tassant en dehors de la paroi endothéliale du vaisseau. En effet, en passant en revue un grand nombre de coupes d'une même pièce, on découvre parfois des vaisseaux présentant un aspect que nous n'avons pas encore décrit. La figure 115 (empruntée à la même pièce que la figure 114) nous en donne un exemple. Dans un fragment de la couche claire de la muqueuse, nous trouvons, presque côte à côte, deux vaisseaux. L'un (en A) est reconnaissable, de par sa constitution protoplasmique à noyaux multiples, pour un capillaire épiplasmodial typique. L'autre est d'une constitution bien différente. La paroi endothéliale est très légèrement hypertrophiée; mais les cellules y sont individuellement distinctes; cet endothélium peut être dit à peu près normal. En dehors de lui est une gaine de cellules conjonctives tassées les unes contre les autres; ce sont des cellules de la couche claire de la muqueuse, cellules devenues ici plus nombreuses et plus volumineuses, dans une zone concentrique au petit vaisseau, et lui formant une gaine adventice; à la périphérie de cette gaine on trouve les formes de transition entre ces cellules et celles qui constituent l'ensemble de la couche claire.

Le type de vaisseau capillaire à gaine adventice cellulaire, que nous venons de décrire, est rare, mais on en trouve toujours pour chaque pièce. Sur les pièces arrivées au stade que nous étudions, il est difficile d'en déterminer la signification physiologique; mais ultérieurement celle-ci devient évidente. Nous dirons donc par avance, nous réservant de le prouver ultérieurement, que ces vaisseaux sont les voies afférentes de la circulation du sang maternel dans l'ectoplacenta. Ainsi les capillaires que nous avons vus tout au début (fig. 83, pl. III) se multiplier et s'hypertrophier à la surface de la muqueuse, se différencient graduellement et comme structure et comme fonctions : les uns, très nombreux et à parois endothéliales peu modifiées, forment le *réseau fonctionnel* du placenta, c'est-à-dire les capillaires intraplasmodiaux; les autres, encore nombreux, à parois protoplasmiques épaisses, avec nombreux noyaux, se tassent à la surface de l'ectoplacenta, où ils jouent le rôle de *vaisseaux efférents* (capillaires épiplasmodiaux); d'autres enfin, plus rares, demeurent à l'état de paroi endothéliale presque normale, mais avec

adjonction d'une gaine conjonctive (cellules de tissu conjonctif) et représentent les *vaisseaux afférents*. Nous verrons en effet que, sur des placentas plus avancés, avec voies de circulation maternelle bien différenciées, les vaisseaux afférents sont relativement peu nombreux, et traversent en quelques endroits toute l'épaisseur de l'ectoplacenta pour aller, à la face profonde ou interne de celui-ci, se résoudre dans le réseau des capillaires intraplasmodiaux les plus profonds. Ce sont là des dispositions que nous étudierons plus tard, et notamment à propos des figures 147 et 148 de la planche VI.

Pour terminer l'examen, de dedans en dehors, des couches de la fig. 114 nous n'avons plus qu'un mot à dire de la *couche compacte* de la muqueuse (en 5). Sa limite interne (du côté de la couche claire) est très tranchée, sans transition, avons-nous déjà dit. Sa limite externe est moins nette, par transition graduelle à la couche musculaire. Les cellules fusiformes qui la constituent sont d'autant plus serrées, et par suite l'aspect foncé de la couche d'autant plus accentué, qu'on considère une zone plus interne. Des tubes glandulaires la parcourent, en nombre variable selon les régions. En effet, il n'est pas nécessaire de rappeler que, dès le début de la gestation, les glandes utérines viennent s'ouvrir exclusivement sur la paroi inférieure de la cavité de la corne (masse villeuse, coussin villeux, saillies villeuses interglandulaires précédemment décrites; *papilles interglandulaires* de V. Beneden), et que, de cette région d'orifices, les tubes s'étendent plus ou moins loin vers la région supérieure (antimésométrique) de la corne, de sorte que, ainsi qu'on le voit sur toutes nos figures d'ensemble (coupes transversales) et notamment sur la figure 111, les glandes sont d'autant plus nombreuses qu'on examine une région plus voisine du coussin villeux, et d'autant plus rares qu'on se rapproche davantage de la région supérieure ou opposée à l'insertion du mésomètre. — Tout le reste de la figure 114 (extrémité gauche) représente la musculature utérine, dont les plans internes sont généralement circulaires et les plans externes longitudinaux; les premiers sont donc coupés en long, les seconds en travers et dessinent de gros faisceaux.

Nous l'avons dit, cette figure 114 représente, d'une manière typique, la période d'état du plasmode ectoplacentaire dans le stade qui est l'objet du présent chapitre; après s'être ainsi développé le plasmode reste un assez long temps stationnaire quant à sa constitution, ne faisant guère que s'accroître en épaisseur, jusqu'au

moment où, à la période de formation succède la période de remaniement. Si donc nous étudions ici encore quelques figures du plasmode, ce n'est pas pour poursuivre plus loin son évolution, mais pour examiner quelques légères variations locales qu'il peut présenter. Telles sont les figures 125 et 129 de la planche V.

La figure 125 est d'un Murin qui a donné d'autre part les figures 119 à 124 et qui sera décrit et catalogué plus loin sous le nom de pièce *r*. Nous avons donné ce dessin parce que, étant exécuté à un plus fort grossissement que la figure 114, il nous permet de mieux constater les caractères, précédemment décrits, des grands noyaux clairs de la couche plasmodiale; on voit bien, dès maintenant, que ces *noyaux géants* sont d'autant plus volumineux qu'ils appartiennent à une zone plus externe du plasmode, et que, à mesure qu'on examine des zones plus voisines de la couche basale ou cytoblaste, on rencontre toutes les formes de transition entre les noyaux géants, les noyaux de la couche intermédiaire et les noyaux du cytoblaste. Cette figure est encore intéressante au point de vue de la vascularisation du plasmode. Elle nous montre d'une part des capillaires à paroi épaisse, protoplasmique, avec nombreux noyaux englobés en pleine couche plasmodiale ectoplacentaire, disposition que nous avons dit n'être que temporaire, et qui par exception se retrouve ici sur une pièce déjà très avancée dans son développement. D'autre part, et comme disposition inverse de la précédente, nous voyons un capillaire à paroi endothéliale à peu près normale (AF, fig. 125) parcourir toute l'épaisseur de la préparation, depuis la couche compacte de la muqueuse, en traversant la couche claire (4), puis la formation plasmodiale ectoplacentaire, pour arriver jusqu'aux capillaires intraplasmodiaux profonds et se continuer avec eux (1,1). Il s'agit là de ce que nous avons par avance désigné comme voies afférentes de la circulation maternelle dans l'ectoplacenta. Seulement ce capillaire afférent, en traversant la couche claire (4) n'a pas encore reçu de celle-ci sa tunique de cellules adventices, telle que nous l'avons déjà vue formée sur une pièce cependant plus jeune (fig. 115). C'est encore là une variation individuelle, un retard qu'il était bon de constater, pour montrer qu'on rencontre certaines oscillations autour des dispositions typiques, les plus généralement réalisées, oscillations que l'étude d'un grand nombre de pièces ramène à leur juste valeur, mais qui pourraient fausser l'interprétation des faits (prétendue formation du plasmode

ectoplacentaire aux dépens de l'endothélium vasculaire) en l'absence de pièces assez nombreuses pour permettre d'en dégager la formule générale de ces évolutions.

Enfin la figure 129 est une introduction à l'étude, qui sera faite ultérieurement, de la période de remaniement du plasmode. Ici les parties constituantes du plasmode sont disposées selon le mode typique décrit sur la figure 114, seulement ces dispositions sont plus accentuées, plus caractéristiques, et quelques modifications commencent à s'y produire. Ainsi, d'une part les capillaires intraplasmodiaux sont très développés, et peuvent être distingués en profonds ou internes (1,1) et en superficiels ou externes (1*a*, 1*a*). Mais d'autre part les cellules endothéliales de ces capillaires intraplasmodiaux sont devenues plus rares, plus écartées, comme si, ne se multipliant pas au fur et à mesure de l'augmentation du plasmode, elles ne pouvaient suffire à l'allongement des capillaires qu'en s'étirant, de sorte que les noyaux endothéliaux sont situés à de grandes distances les uns des autres. Or nous verrons, dans la période de remaniement, cet écartement des cellules endothéliales devenir de plus en plus prononcé, et, par un véritable processus d'atrophie, ces cellules se montrer de plus en plus rare, jusqu'à disparaître complètement, de sorte que les capillaires intraplasmodiaux ne seront plus que des lacunes sanguimaternelles creusées en plein plasmode ectoplacentaire. Nous voyons en même temps la couche basale ou cytoblaste s'infléchir en dépressions multiples qui creusent la surface interne de l'ectoplacenta d'une série de cavités en doigt de gant, dans lesquelles se logent, sans les remplir exactement, des prolongements mésodermiques (bord droit de la figure 129). Ceci est réellement le début du remaniement du plasmode; nous en ferons l'étude plus tard.

Dans tout ce qui précède, nous avons choisi comme objet de nos descriptions la région où l'ectoplacenta présente son maximum de développement, c'est-à-dire la partie moyenne, également distante de l'extrémité d'un repli amniotique (b, fig. 104) et de l'extrémité ou bord inférieur de l'ectoplacenta (ligne de continuité entre l'ectoplacenta et la portion de l'hémisphère inférieur de l'œuf restée constituée par la simple juxtaposition de l'ectoderme et de l'endoderme, point *c* de la fig. 104), c'est-à-dire la région marquée *a* dans les figures 103, 104 et 111. En se rapprochant des ***bords supérieur*** (amniotique) ou ***inférieur*** de l'ectoplacenta, on trouve toujours un

développement moins avancé, l'ectoplacenta étant plus mince et de formation plus récente.

Au niveau du *bord inférieur* (région *c* de la figure 104), les parties restent longtemps disposées comme nous les avons vues précédemment à propos de la figure 97 (pl. III), dans la région CB de cette figure, seulement, comme le montrent les figures 104 et 111, cette région de transition entre l'anneau placentaire et la paroi inférieure de l'œuf descend de plus en plus en empiétant sur cette paroi inférieure, de sorte que le bord de l'ectoplacenta dépasse bientôt l'équateur de l'œuf; mais arrivée à peu près à mi-chemin entre cet équateur et le pôle inférieur, la formation ectoplacentaire s'arrête d'une manière définitive, et il reste, dans l'hémisphère inférieur de l'œuf, une large zone circulaire centrale, où l'ectoderme demeure à l'état de couche épithéliale, doublée simplement par l'endoderme, comme le montre la figure 106 (pl. IV).

Au niveau du *bord supérieur* (région *b* de la figure 104), c'est-à-dire sur la lame externe du repli amniotique, la formation plasmodiale et l'ensemble de l'évolution ectoplacentaire se produisent d'une manière continue, mais avec un retard considérable comparativement à ce qui se passe vers la région équatoriale (région *a* de la figure 104); et au moment de l'occlusion de l'amnios, ou comme phénomènes préparatoires à cette occlusion, le plasmode présente des dispositions spéciales que nous étudierons dans un paragraphe suivant, à propos de l'amnios.

Nous pouvons donc, laissant de côté ces particularités locales, résumer comme il suit la formation du plasmode ectoplacentaire : *Dans les régions où l'ectoderme de l'œuf se met en contact intime avec la surface de la muqueuse de l'utérus, l'épithélium utérin disparait; alors l'ectoderme s'épaissit et émet de courts bourgeons qui pénètrent dans le tissu conjonctif de la muqueuse; ces bourgeons prennent bientôt la constitution plasmodiale, la partie de l'ectoderme dont ils émanent, sur laquelle ils sont attachés par leur base (couche basale) continuant seule à présenter des lignes de séparation entre ses cellules. — Ces bourgeons, se réunissant par leurs extrémités profondes primitivement indépendantes, donnent naissance à une couche plasmodiale continue, dans laquelle sont englobés les capillaires maternels. La formation ectoplacentaire comprend alors, en allant de dedans en dehors, une couche basale à cellules cubiques ou cylindriques courtes, et une couche plasmodiale, plus puissante,*

semée de noyaux volumineux, et d'autant plus volumineux qu'ils sont situés dans des régions plus externes. Entre la couche basale et la couche plasmodiale, on trouve des formes de transition, surtout au niveau de certains lieux de végétation de la couche basale, qui continue ainsi, de place en place, à des distances assez régulières, à donner naissance à des éléments qui vont contribuer à l'accroissement du plasmode. Ces lieux de végétation deviennent même de plus en plus accentués, la couche basale s'infléchissant à leur niveau de manière à dessiner des villosités creuses [1], *dans lesquelles pénètrent des éléments mésodermiques. — En même temps qu'évoluent ces productions de l'ectoderme, les vaisseaux capillaires de la muqueuse se multiplient, au contact de l'ectoplacenta, et leurs parois endothéliales subissent une hypertrophie notable; mais tandis que cette hypertrophie s'arrête et même rétrograde pour les capillaires enveloppés par le plasmode* (capillaires intraplasmodiaux), *elle s'exagère au contraire au plus haut degré pour ceux qui sont situés à la surface (face externe du plasmode), lesquels se présentent bientôt comme des canaux, d'aspect glandulaire, à épaisses parois protoplasmiques semées de noyaux nombreux et irrégulièrement stratifiés.*

2° *Historique et critique sur la formation du plasmode ectoplacentaire.*

I. — C'est à peine s'il y a lieu de parler ici d'Ercolani, tant cet auteur a peu étudié les premières phases du développement du placenta chez le Murin. Nous avons vu en effet qu'il avait décrit le stade (correspondant à peu près à notre figure 71) où l'ectoderme est étroitement appliqué à la surface de la muqueuse utérine, d'où l'épithélium vient de disparaître par atrophie. De ce stade, où, dit-il, les couches superficielles de la muqueuse utérine sont parcourues par de nombreux vaisseaux dilatés, il passe, sans autre transition, à un stade (fig. 2 de sa planche XI) qui correspond à peu près à notre figure 114, c'est-à-dire qu'il n'a suivi aucune des phases de ce qu'il appelle la formation déciduale et qui n'est autre chose que notre plasmode ectoplacentaire. Cette formation déciduale s'est,

1. Nous employons cette expression, parce qu'elle rappelle très bien ce que nous avons décrit chez les carnassiers, et parce que nous allons voir qu'elle a été aussi employée, pour le Murin, à propos de ces mêmes parties, par R. Frommel.

dit-il (p. 813), produite par le fait que les vaisseaux superficiels de la muqueuse utérine ont donné naissance à un fin réseau vasculaire, avec développement d'abondantes cellules périvasculaires, d'où formation d'une couche cellulo-vasculaire assez épaisse qui représente une vraie caduque. Et cependant la figure qu'il donne de cet état très avancé n'est réellement pas très mauvaise (fig. 2 de sa planche XI) et l'interprétation en est facile en la comparant avec notre figure 114 (pl. IV). Il sera également facile de reconnaître que sur cette figure (fig. 2, pl. XI d'Ercolani) la couche désignée par la lettre *C* est à tort dite chorion et représente en réalité la lame interne ou somatopleure du mésoderme; la confusion qu'a commise ici Ercolani l'a amené à une erreur bien autrement grave, celle de croire que le placenta en voie de formation reçoit primitivement des vaisseaux venus de la vésicule ombilicale. C'est là une question sur laquelle nous reviendrons ultérieurement, et nous verrons que Vogt a reproduit et exagéré encore l'erreur d'Ercolani.

II. — Le mémoire de Frommel[1], auquel nous avons déjà fait allusion à diverses reprises, est un ouvrage admirable tant au point de vue de ses superbes planches, que par les efforts de l'auteur pour arriver à une consciencieuse interprétation des faits. Il a choisi, dit-il (Préface), le Murin comme objet d'étude, comme type de placenta discoïde, n'espérant pas arriver à réunir, pour l'espèce humaine, des pièces assez nombreuses et assez jeunes pour constituer un matériel de recherches suffisant. La partie descriptive de son mémoire est divisée en stades, qui sans doute correspondent tout simplement à chacune des pièces dont il a pu disposer, car ces prétendus stades ne correspondent nullement à des phases bien définies du développement de l'embryon ou de ses annexes : aussi ne donne-t-il pas de titre spécial à chacun de ces stades, se contentant de les numéroter. Dans ce qui précède, nous avons déjà parlé de ses stades I à III, à propos de la constitution de l'œuf, et nous avons vu qu'il avait éprouvé une certaine hésitation dans l'interprétation de l'orientation de ses coupes, et avait même confondu parfois l'hémisphère supérieur (embryonnaire) et l'hémisphère inférieur de l'œuf. C'est donc seulement avec son stade IV (planche IV; début des plis amniotiques; l'auteur n'a rien vu de la masse ecto-

1. Richard Frommel. *Ueber die Entwickelung der Placenta von* Myotus murinus, Ein Beitrag zur Entwickelung der discoïdalen Placenta; Wiesbaden, 1888.

dermique plane, de sa dislocation et de son creusement) que commence l'analyse critique des conclusions de cet auteur sur la formation du placenta. Nous avons déjà dit, à propos de l'épithélium utérin, que Frommel (op. cit., p. 8), dans ce stade IV, décrit avec soin l'adhérence intime de l'ectoderme à la muqueuse et la disparition de l'épithélium utérin. « L'ectoderme, dit-il, est formé, dans la région d'adhérence, par une couche de belles cellules cylindriques; mais par places cette couche forme des bourgeons dirigés vers la muqueuse, de sorte que l'ectoderme est en ces points composé de deux, trois et même quatre couches. En dehors de cet ectoderme est une couche de capillaires maternels, dont les cellules endothéliales sont très visibles. »

Notre point de départ et celui de Frommel sont donc identiques; nous sommes en présence, dans la description précédente, des bourgeons ectodermiques qui vont devenir plasmodiaux, et, par leur fusion, après avoir enveloppé les capillaires maternels correspondants, donner naissance à la couche plasmodiale. Or, nous allons voir Frommel décrire très exactement ce plasmode, puis ses gros noyaux, mais s'égarer complètement quant à son origine, en le faisant provenir d'une transformation des cellules conjonctives maternelles interposées aux capillaires.

En effet, au stade V (plis amniotiques en voie de rapprochement, gouttière médullaire bien dessinée: état analogue à nos figures 111-114, par conséquent sans les phases représentées par nos figures 89, 95-97, 98-99, 103-110, 104, car son stade IV correspond à notre fig. 87), l'auteur décrit en ces termes les rapports de l'œuf et de la muqueuse (p. 10). « L'ectoderme, adhérent à la muqueuse utérine, peut être désigné sous le nom de chorion, et, vu la formation de l'amnios, sous celui d'exochorion primitif; il présente des saillies en forme de villosités, qui pénètrent dans la muqueuse. Dans la muqueuse qui répond à ce chorion, on distinguait, dans les stades antérieurs, deux couches : une interne, spongieuse, semée de très nombreuses mailles vasculaires, et une externe, fibreuse (cellules fusiformes, parallèlement disposées [1]). Actuellement ces deux couches sont semblablement distinctes, mais leurs caractères sont considérablement modifiés. La couche interne n'a plus un aspect aussi spongieux. Entre les capillaires,

1. Ce que nous appelons la couche claire de la muqueuse.

la partie fondamentale de cette couche est actuellement formée par des éléments spéciaux auxquels on peut donner le nom de *cellules déciduales*; elles sont disposées en cordons et en amas, de dimensions diverses; tout près du chorion, elles présentent des noyaux relativement petits [1]; plus en dehors, les noyaux deviennent très volumineux, sphériques, avec une charpente nucléaire et des nucléoles très colorables. On ne distingue guère les limites des cellules; leur ensemble fait l'impression d'une masse continue de protoplasma, semée de noyaux de grosseurs très diverses, et différents les uns des autres, et quant à leur colorabilité, et quant à l'aspect de leur charpente. Cette masse de cellules déciduales enveloppe et les vaisseaux maternels et les villosités pleines émanées du chorion; quant à l'épithélium utérin, on n'en trouve plus de traces.

« La partie la plus externe de cette couche paraît au premier abord fibreuse, c'est-à-dire formée de cellules fusiformes, toutes disposées dans la même direction concentrique à la cavité utérine [2]; mais en réalité la limite entre les deux couches n'est pas nette, car on voit graduellement les cellules fusiformes allongées devenir plus courtes, puis présenter des formes de transition vers les éléments dits cellules déciduales, et dont les limites individuelles sont peu sensibles [3]. Un fait remarquable est la présence, dans cette couche externe, de canaux à parois formées de cellules presque cubiques, canaux qu'on prendrait au premier abord pour des tubes glandu-

1. C'est la couche intermédiaire (entre la couche basale et la couche plasmodiale).

2. Excellente description de la *couche claire* de la muqueuse (voir nos figures 99, 114, 125, en 4).

3. Jamais nous n'avons vu ces prétendues formes de transition, qui feraient assister à l'évolution des cellules de la muqueuse en formation plasmodiale. A mesure que les capillaires se multiplient, les cellules conjonctives interposées entre eux deviennent de plus en plus rares, tout en restant étoilées, polyédriques ou globuleuses, tandis que les cellules situées en dehors de la couche des capillaires, deviennent de plus en plus nombreuses et plates (fusiformes sur les coupes). Sur certaines pièces (fig. 110 de notre pl. IV), où les capillaires maternels sont très serrés les uns contre les autres, on a peine à retrouver quelques cellules encore interposées à ces capillaires. Et cependant, c'est à ces rares éléments, destinés à disparaître, que Frommel attribue l'origine du plasmode (qu'il appelle *cellules déciduales*). Cette affirmation, qui est implicitement, mais peut-être avec une certaine hésitation, contenue dans la description que nous venons de reproduire, est donnée par lui d'une manière plus formelle dans ses conclusions générales : « La formation déciduale (p. 39) provient simplement d'une transformation des éléments sous-épithéliaux, c'est-à-dire des cellules du tissu interglandulaire de la muqueuse. » Non seulement nous n'avons rien vu, sur nos préparations, qui justifie cette interprétation, mais nous devons même dire que, sur les magnifiques planches de Frommel, nous ne voyons guère les transformations qu'il décrit.

laires; mais ces canaux sont remplis de globules du sang (p. 11). »

A partir de ce moment, nous pouvons, pour employer une expression figurée, dire que la bifurcation a eu lieu entre l'interprétation de Frommel et la nôtre. Dans toutes ses descriptions du plasmode (sa formation déciduale), il va faire sans cesse allusion à sa prétendue origine aux dépens de la muqueuse utérine; mais, malgré cette erreur d'interprétation, ses descriptions seront extrêmement exactes, et même feront parfois allusion à une continuité apparente entre la formation déciduale (notre couche plasmodiale) et les éléments des villosités choriales (notre couche basale de l'éctoplacenta et les lieux de végétation où elle contribue à l'accroissement du plasmode, au niveau d'inflexions qui dessinent, en effet, avons-nous dit, des villosités creuses). De même très remarquable de précision, sa description des capillaires à épaisses parois protoplasmiques, à aspect glandulaire, et la tentation qu'il avoue avoir eue un instant de prendre ces vaisseaux pour des glandes transformées, tentation bien naturelle en présence d'aspects tels que ceux présentés par certaines parties de notre figure 110 (pl. IV). Ces remarques générales étant faites, nous n'avons presque plus qu'à reproduire les passages les plus importants de Frommel.

Au stade VI (nous engageons le lecteur à suivre sa description sur nos figures 125 et 129) : « Le chorion, dit-il (p. 12), et ses villosités (notre couche basale de l'ectoplacenta), sont formés d'un épithélium à cellules cylindriques basses; ces villosités, pénétrant dans la couche interne du placenta, sont actuellement creuses, affectant la disposition de glandes qui s'ouvriraient dans la cavité de l'œuf. Les prolongements villeux du mésoderme pénètrent dans ces cavités des villosités choriales, lesquelles plongent dans la couche interne du placenta; leurs extrémités paraissent souvent élargies, et parfois bifurquées, et leur union paraît très intime avec les éléments maternels [1]. Cette partie maternelle contient, tout contre le chorion, de nombreuses coupes de vaisseaux étroitement pressés les uns contre les autres. On voit des vaisseaux plus volumineux, venant de la couche externe, traverser radiairement la couche placentaire et se continuer avec ce réseau vasculaire sous-chorial.

1. Union si intime en effet, que les cellules de ces prétendues villosités choriales se transforment en substance plasmodiale : lieux de végétation de la couche basale dans la couche plasmodiale (voir nos figures 114, 125, 129).

Entre ces vaisseaux, et plus particulièrement en dehors de la zone qu'ils forment, on trouve des traînées et des amas de cellules déciduales; à la limite de cette couche on retrouve les coupes de canaux qui ont l'apparence de glandes atrophiées, dont les cellules cylindriques se seraient transformées en une couche de cellules plates; mais on voit ces canaux pleins de sang, comme si ces glandes atrophiées s'étaient transformées en productions vaso-formatives. »

Ce n'est qu'avec ce qu'il appelle le stade VII (amnios fermé) qu'il signale avec soin la disposition plasmodiale de sa formation déciduale. « Dans la couche des cellules déciduales, dit-il (p. 14, 15), les lignes limites des cellules ont presque complètement disparu. On est en présence d'une masse en apparence homogène, qui, par le carmin boraté ou par la safranine, prend une teinte rose uniforme. Dans cette substance sont des groupes de noyaux présentant des volumes très variables; il y a toute une série de transitions depuis de tout petits noyaux très colorables, jusqu'à de très gros noyaux incolores présentant un ou deux nucléoles. Cette substance, parsemée de noyaux, est fortement granuleuse; par place les grains qu'elle renferme deviennent plus volumineux et prennent l'aspect de petites sphères brillantes, incolores, dont quelques-unes acquièrent le volume et les apparences de corpuscules sanguins sphériques et rouges (microcytes).

« La couche moyenne de la formation placentaire, celle qui est en dehors de la zone des villosités choriales, est caractérisée par de larges vaisseaux sanguins et de puissants canaux d'aspect glandulaire, à parois épithéliales. Plus nettement que dans les stades précédents, on voit actuellement que ce sont là des formations en rapport avec une néoformation vasculaire, car on voit ces canaux remplis de globules sanguins rouges et blancs. Les parois de ces canaux sanguins ne sont pas formées de tous côtés par un épithélium semblable. Sur un des côtés cet épithélium est épais, de 5 à 6 couches de cellules, tandis que sur le côté opposé la paroi s'amincit, se réduisant à une couche de cellules qui deviennent graduellement pâles et prennent l'aspect d'un endothélium vasculaire (p. 15)[1]. »

Quelques détails qu'il donne ensuite relativement à ses stades

1. Ce dernier détail est fort exact; seulement nous ne le décrirons que plus loin, sur les pièces plus avancées, où cette disposition est plus accentuée et alors que nous aurons pu suivre la série des processus qui la produisent (voir les planches VII et VIII).

[illegible] et IX [illegible] des pièces plus avancées que celles [illegible] stade VIII avec allantoïde [illegible] IX avec allantoïde vascularisant [illegible] être reproduits ici, parce qu'ils [illegible] son opinion sur le plasmode et les [illegible] entre lui et la couche basale. « Les [illegible] p. 16, sont plus longues et ra- [illegible] se présentent comme des prolongements [illegible] pas bien distincts des éléments [illegible] sang, aux dépens des canaux épi- [illegible] est devenue plus considérable; [illegible] a été en effet, par places, entièrement [illegible] et le sang ainsi produit, n'étant plus [illegible] se trouve en contact immédiat [illegible] des cellules déciduales. Mais dans les [illegible] on trouve encore de volumineux [illegible] l'axe desquels apparaissent de petits ilots [illegible] »

[illegible] en possession des éléments néces- [illegible] l'ensemble des voies de la circulation [illegible] nous reviendrons sur cette fonction [illegible] aux parois protoplasmiques de certains [illegible] nous terminerons cette analyse de [illegible] à l'idée, fort exacte, que cet auteur [illegible] sur l'origine de ces épaisses parois [illegible] abondants, à aspect glanduliforme. C'est [illegible] à la page 34 de son mémoire, au cours des consi- [illegible] qui le terminent, qu'il s'explique le plus caté- [illegible] : « Rien n'est plus frappant, dit-il, que la [illegible] avec des conduits glandulaires ces cor- [illegible] qui contiennent du sang, et on croirait au premier [illegible] de glandes de la muqueuse utérine en voie de transformation. C'est même ce que j'ai cru pendant un certain temps; mais une étude plus attentive des premiers stades m'a permis de constater avec la plus complète certitude que les glandes disparaissent complètement dans la couche la plus interne de la muqueuse utérine, tandis que les capillaires, par l'hypertrophie de

1. Même observation que dans la note de la page 348.

leur endothélium, donnent naissance à ces conduits et cordons épithéliaux d'aspect glandulaire. De sorte que cette idée, si invraisemblable à priori, que des conduits vasculaires se produiraient par transformation des glandes, doit être absolument abandonnée. »

Comme, en résumé, Frommel assigne à notre formation plasmodiale une origine maternelle et en fait en définitive une néoformation utérine, on pourrait croire qu'il se rallie à la conception d'Ercolani; mais il s'en défend énergiquement (p. 39), ne pouvant admettre une destruction complète puis une néoformation de la muqueuse : « Il n'y a, dit-il, que l'épithélium utérin qui disparaisse à mesure que l'ectoderme se fixe sur la muqueuse; mais cette atrophie et résorption de l'épithélium commence seulement alors que l'œuf s'est étroitement appliqué contre lui, et ne correspond nullement au début de la néoformation d'une caduque sérotine. »

III. — Les premiers travaux de Van Beneden sur la formation du placenta du Murin ont paru presque en même temps que le mémoire de Frommel, dès le début de l'année 1888. Mais les idées de l'éminent embryologiste belge ont suivi une évolution que nous avons eu plusieurs occasions de rappeler; c'est pourquoi nous avons voulu ne les analyser qu'après celles de Frommel, afin de passer, sans interruption, des premières conclusions de Van Beneden à celles qu'il a été amené à formuler par la suite.

Nous avons déjà montré avec quelle précision Van Beneden a décrit la disparition de l'épithélium utérin et l'union intime qui s'opère entre l'épiblaste enbryonnaire et le derme modifié de la muqueuse. Parmi les conclusions de ce premier mémoire[1], il nous paraît intéressant de reproduire encore la suivante, précieuse pour l'histoire générale des rapports de la mère au fœtus, et si complètement d'accord avec les faits que nous avons reproduits dans nos planches, sinon explicitement énoncés dans nos descriptions : « Les glandes utérines n'ont, chez le Murin, aucun rapport avec le placenta; elles font totalement défaut dans la partie de la muqueuse qui répond à l'anneau placentaire du blastocyste, et il ne peut être question, chez cet animal, de l'absorption par le placenta d'un produit glandulaire tel qu'on en a décrit, chez d'autres mammifères, sous le nom de lait utérin. »

1. Van Beneden. *De la fixation du blastocyste* à la *muqueuse utérine chez le Murin.* (Bullet. Acad. R. de Belgique, 1888, XV, n° 1.)

C'est dans un second mémoire [1] qui a suivi immédiatement le précédent, que Van Beneden a étudié la formation du placenta. Avant de reproduire les principaux passages de ce travail, nous pouvons, pour en rendre la critique si facile qu'elle se présentera d'elle-même à l'esprit du lecteur, faire les remarques suivantes. L'origine du plasmode ectoplacentaire est délicate à saisir : déjà Frommel s'est égaré en y voyant une transformation des cellules de la muqueuse utérine. Van Beneden fait de même. Mais nous avons vu que Frommel avait été obligé de reconnaître une continuité intime entre son chorion (couche basale de l'ectoplacenta) et la formation déciduale (plasmode ectoplacentaire); Van Beneden va plus loin; il admet qu'une partie du plasmode, intimement mêlée à la précédente, émane de l'épiblaste. Enfin les hypertrophies protoplasmiques de l'endothélium des capillaires sont choses ici extrêmement frappantes; Frommel y a vu des formations hématopoiétiques; Van Beneden, frappé de la constitution plasmodiale de ces parois vasculaires, pense qu'elles prennent encore part à la formation du plasmode placentaire. Il assigne donc, en définitive, trois sources distinctes à ce plasmode, à savoir : les cellules de la muqueuse utérine, l'épiblaste de l'œuf, les parois hypertrophiées des capillaires.

« Déjà au stade didermique du blastocyste (*op. cit.*, p. 9), le tissu conjonctif de la muqueuse commence à prendre des caractères particuliers au contact de l'épiblaste. On voit de nombreux noyaux du tissu conjonctif se multiplier par voie karyokinétique, d'autres acquérir des dimensions exceptionnelles. La multiplication très active des noyaux au début de l'évolution du placenta se ralentit plus tard, et, au moment où l'allantoïde vient se souder à la séreuse de Von Baer, on ne trouve pour ainsi dire plus de noyaux en cinèse. Au contraire, le nombre des grands noyaux vésiculeux augmente et l'épaisseur de la couche, dans les limites de laquelle ces grands noyaux s'observent en abondance, augmente progressivement. Ces grands noyaux sont de formes assez diverses; il s'en trouve qui montrent des bosselures et rappellent singulièrement les noyaux bourgeonnants. Leurs dimensions sont d'ailleurs fort inégales, mais leurs caractères sont constants : ils sont vésiculeux; leur contenu est fort clair; ils renferment un élément chromatique central, de

1. Van Beneden. *De la formation et de la constitution du placenta chez le Murin.* (Bullet. de l'Acad. R. de Belgique, 1888. XV, n° 2.)

forme étoilée, d'où partent des filaments chromophiles fins, radiairement dirigés. Ces noyaux sont rarement isolés; le plus souvent on les trouve réunis en groupes irréguliers, de façon à constituer des sortes de nids nucléaires. Peut-être se multiplient-ils par voie directe, après s'être au début divisés par cinèse. Ces noyaux siègent dans une substance finement ponctuée, se colorant uniformément en rose pâle par le carmin boracique. *Il semble que toute la substance fondamentale et les cellules du tissu conjonctif se résolvent en une masse protoplasmique commune parsemée d'innombrables noyaux de grandes dimensions, irrégulièrement disséminés dans cette substance fondamentale.* »

Voilà donc, avec une très excellente description du plasmode et de ses gros noyaux (noyaux géants), l'indication que ce plasmode proviendrait de la transformation des cellules et de la substance fondamentale du tissu conjonctif de la muqueuse. Passant alors à l'étude des vaisseaux, l'auteur assigne à leur endothélium une part contributive à la formation du plasmode, en décrivant dans ces vaisseaux des modifications dans lesquelles on reconnaîtra facilement les mêmes détails que dans l'étude que nous avons faite précédemment, mais avec des différences d'interprétation corrélatives à l'idée qu'une partie du plasmode a son origine dans ces parois vasculaires : « En même temps (p. 11), que le tissu conjonctif dermatique subit les modifications que j'ai décrites plus haut, les parois des artères et des veines se réduisent à un simple endothélium, et d'autre part l'endothélium des capillaires se modifie [1] : les noyaux des cellules endothéliales augmentent considérablement de volume; *les corps des cellules perdent leurs contours et se transforment dans la même substance finement ponctuée qui se substitue au tissu conjonctif ambiant; bref les parois des capillaires se confondent avec le tissu dermatique transformé, et les cavités des capillaires perdent leurs parois propres* : ces vaisseaux en sont réduits à n'être plus, dès ce moment, que des trouées à travers la substance protoplasmique à noyaux, qui s'est substituée au tissu dermatique [2].

1. En réalité il n'y a que des capillaires dans ces couches superficielles de la muqueuse envahies par le plasmode ectoplacentaire. A cet égard, les faits que nous avons étudiés chez les carnassiers, et particulièrement chez la chienne, sont très instructifs.

2. C'est seulement à des stades avancés que les capillaires intraplasmodiaux perdent leur endothélium ; on assiste à sa disparition graduelle par atrophie et résorption ; le plasmode est alors depuis longtemps constitué en couches puissantes, et tout montre que les parois des capillaires ne viennent rien ajouter à sa substance.

Les endothéliums des artères et des veines sont encore bien reconnaissables, alors que ceux des capillaires ont déjà totalement disparu. Seulement, ils changent de caractère. Les cellules, de plates qu'elles étaient, deviennent cuboïdes, en même temps que leurs noyaux se multiplient. Les contours des cellules deviennent aussi moins apparents au fur et à mesure que la couche endothéliale s'épaissit et se modifie. Autour des troncs veineux s'accumulent de nombreuses cellules de petites dimensions, qui sont peut-être des leucocytes; elles constituent aux veines des gaines périvasculaires enveloppant leur gaine endothéliale modifiée. Ces petites cellules se multiplient activement par voie caryocinétique [1]. »

Voyons enfin la troisième source attribuée à la formation du plasmode, c'est-à-dire les éléments provenant de l'ectoderne. C'est, nous le savons, l'unique origine du plasmode. Il est intéressant de constater que dès cette époque Van Beneden a entrevu cette origine possible; mais c'est, de toutes, celle sur laquelle il s'explique le plus laconiquement : « Pour ne pas compliquer les descriptions (p. 12), je n'ai rien dit jusqu'ici des modifications concomitantes que subit la séreuse de Von Baer. L'épiblaste qui, au début, présente une épaisseur uniforme dans toute l'étendue de l'anneau placentaire, donne bientôt naissance, et cela bien avant l'occlusion du trou amniotique, à des bourgeons épithéliaux pleins, simples ou ramifiés, terminés par des bouts arrondis; ils pénètrent dans la couche dermatique modifiée de la muqueuse utérine. En même temps que ces bourgeons s'engagent de plus en plus profondément dans l'épaisseur de la muqueuse et s'allongent peu à peu, ils s'excavent à leur origine; puis l'excavation s'étend de plus en plus vers les bouts des bourgeons.... (Suit la description de l'entrée, dans la cavité de ces bourgeons ou villosités, des prolongements mésoblastiques de la somatopleure de la séreuse de Von Baer, puis l'arrivée des vaisseaux allantoïdiens.) Dès le moment (p. 13) où elles commencent à bourgeonner à la surface de l'épiblaste placentaire, les villosités sont enveloppées par la masse protoplasmique à noyaux qui s'est formée aux dépens du derme de la muqueuse utérine... Les caractères de la couche épithéliale épiblastique se

1. Cette description d'une gaine périvasculaire en dehors de l'endothélium se rapporte sans doute à un vaisseau tel que celui que nous avons représenté en B dans la figure 115 (pl. IV.), mais alors c'est d'un vaisseau afférent et non d'une veine qu'il s'agit.

modifient peu à peu. Les contours des cellules disparaissent et leur protoplasma prend absolument les caractères et les propriétés de la masse protoplasmique nucléée qui procède du tissu conjonctif maternel. L'épithélium épiblastique, qui était au début nettement cylindrique, s'amincit progressivement, en même temps que les contours des cellules deviennent moins distincts. *Il arrive un moment où toute limite entre l'épiblaste et la masse protoplasmique nucléée d'origine maternelle disparait.* Elle persiste plus longtemps autour des ramifications artérielles qui siègent à la surface fœtale du placenta. Cependant là aussi l'endothélium vasculaire, transformé en une masse protoplasmique nucléée, finit par se confondre avec l'épiblaste embryonnaire. »

On voit, par ce dernier passage, que Van Beneden était certes bien préparé à admettre l'origine épiblastique du plasmode placentaire, aussitôt que cette origine serait révélée par nos propres recherches sur les Rongeurs, et indiquée par nous comme probable aussi chez les Chéiroptères.

En effet, comme on le verra dans l'historique que nous avons donné au début du volume *Le placenta des Rongeurs*, et que nous résumerons ici, nous avions, en mars 1887, communiqué, à la société de Biologie, le résultat de nos premières recherches sur le placenta du Cochon d'Inde, et nous poursuivions ces études sur le Lapin, nous trouvant toujours en présence de ce fait, alors d'apparence si paradoxale, que le placenta apparaît d'abord sous la forme d'un épaississement de l'ectoderme de l'embryon, épaississement formé de cellules fusionnées en une masse protoplasmique semée de noyaux. (Note à la société de Biologie, 2 juillet 1887.) C'est au cours de ces études que j'eus, en 1888, connaissance du mémoire de Frommel, précédemment analysé, sur le placenta du Murin, et que, à la société de Biologie (6 octobre 1888), je fis une communication dont il me suffira ici d'extraire les lignes suivantes : « L'auteur de ce travail (Frommel) arrive à des conclusions qui ne s'accordent nullement avec celles que j'ai formulées pour les Rongeurs ; mais sa monographie est accompagnée de superbes planches, et l'examen de ces planches m'a convaincu que le processus formatif du placenta est exactement le même chez la Chauve-Souris et le Lapin. Pour certaines de ces figures, je croirais avoir sous les yeux la reproduction des dessins que je suis en train de faire pour l'étude du placenta du Lapin. Laissant donc à l'auteur ses interpré-

tations, que j'aurai ultérieurement l'occasion de discuter, je profite aujourd'hui de ses figures, qui sont la reproduction des faits, pour annoncer que l'évolution du placenta des Rongeurs a bien décidément la signification générale que je n'avais pas osé lui attribuer encore [1]. »

Cette communication était à peine parue, que Van Beneden en ayant pris connaissance et ayant examiné à nouveau et complété ses préparations, se rendait aussitôt à mon interprétation et faisait connaître ses vues nouvelles dans une note qu'il me chargeait de lire à la société de Biologie. En voici les passages les plus importants, dont la reproduction textuelle est ici bien à sa place (*Biologie*, 3 novembre 1888) : « Je m'occupe depuis plusieurs années du développement du Murin et j'ai publié deux notes relatives, l'une à la *fixation du blastocyste à la muqueuse utérine*, l'autre à la *formation et la constitution du placenta* [2]. Mes premières conclusions, en ce qui concerne l'origine de la couche protoplasmique à noyaux, dans laquelle circule le sang maternel, ne concordaient pas avec vos résultats relatifs au Cochon d'Inde et au Lapin. J'avais cru pouvoir conclure à l'origine conjonctive de cette formation. Mais aujourd'hui j'ai abandonné ma première manière de voir, et j'arrive aux mêmes conclusions que vous.

« Le matériel que j'ai recueilli cette année m'a permis d'étudier un stade que je n'avais pas encore eu sous les yeux jusqu'ici. Les préparations démontrent, avec la plus parfaite évidence, que l'épiblaste, sur toute l'étendue de la région placentaire future, se dédouble en deux assises : l'une superficielle formée de cellules à grands noyaux ; l'autre profonde consistant en un épithélium cylindrique. Après la disparition de l'épithélium utérin, les vaisseaux maternels, munis de leur gaine endothéliale, arrivent au contact immédiat de l'assise superficielle de l'épiblaste. Aussitôt les contours cellulaires des cellules constituantes de cette couche disparaissent; elle se résout en une masse protoplasmique continue, parsemée de gros noyaux, qui paraissent se multiplier par voie directe. Cette couche gagne rapidement en épaisseur; elle s'in-

1. Depuis lors nous avons confirmé cette signification générale par nos études sur le Rat, la Souris, puis sur les Carnassiers. Mais aussi nous avons à diverses reprises indiqué une restriction qu'il fallait y apporter, à savoir le placenta des Ruminants, des Solipèdes et des Pachydermes, sur lesquels nous publierons ultérieurement nos recherches.

2. Notes analysées et en partie reproduites ci-dessus.

sinue entre les vaisseaux, en refoulant le tissu conjonctif; elle les enveloppe de toutes parts, et, bientôt après, ceux-ci, perdant leur gaine endothéliale, se transforment en lacunes sanguines, dépourvues de toute paroi propre.

« Je me propose de donner le nom de *plasmodiblaste* à la couche superficielle de l'épiblaste qui se transforme en une masse protoplasmique à gros noyaux, dans laquelle on ne distingue plus de limites cellulaires, et d'appeler *cytoblaste* la couche profonde, épithéliale, de l'épiblaste placentaire. »

On comprend quelle a été notre satisfaction de voir se ranger à notre opinion un homme aussi éminent en embryologie et en histologie, surtout alors que ce savant avait antérieurement professé une manière de voir inverse. Les expressions de plasmodiblaste et de cytoblaste, nous les avons employées à diverses reprises, comme avantageuses pour les descriptions; mais nous ne les avons cependant pas adoptées d'une manière absolue et exclusive. C'est que, si la dénomination de *plasmodiblaste* est excellente, et tout à fait synonyme de *plasmode* placentaire, elle ne vaut cependant pas mieux que cette dernière expression. Mais d'autre part *cytoblaste* désigne une disposition qui n'est constante ni d'un animal à l'autre, ni des phases primitives aux phases terminales du développement d'un même placenta. Si donc nous n'adoptons pas d'une manière générale cette dernière dénomination, vu la non-généralité de la formation qu'elle indique, nous ne pouvons pas adopter la première, puisque l'une ne va pas sans l'autre, et qu'elles sont destinées à exprimer un contraste entre deux couches dont l'une conserve et l'autre perd les lignes de séparation dessinant, autour de chaque noyau, des territoires cellulaires distincts.

Nous nous attendions à voir Van Beneden reprendre l'étude de cette question, qu'il avait su marquer d'un cachet si personnel, et publier un exposé détaillé de ses nouvelles recherches sur le placenta du Murin. Cependant cela ne nous empêchait pas de recueillir les matériaux pour entreprendre à notre tour des recherches, car dans des questions si controversées il est bon que les confirmations des vues nouvelles viennent de différents côtés [1]. Mais, absorbé

1. C'est ainsi que, malgré le beau travail récemment publié par Vernhout (Instit. Zool. d'Utrecht) sur le placenta de la Taupe, nous venons de consacrer deux printemps à réunir les pièces nécessaires pour reprendre l'étude de cette même question. Malgré nos efforts, et par suite de séries malheureuses dans ces récoltes et leur

sans doute par ses admirables travaux sur la cellule, sur sa division et sur les phénomèmes de la fécondation, l'éminent cytologiste belge paraît avoir laissé de côté, pour le moment, ses études sur l'embryologie des Chéiroptères, ou tout au moins sur le développement de leur placenta, lequel n'a pas non plus, dans ces dernières années, fixé l'attention d'autres embryologistes, du moins à notre connaissance.

IV. — Mais, du moins, Van Beneden a engagé un de ses élèves à étudier les modifications de la muqueuse utérine pendant la gestation, chez le Murin; et ces recherches ont déjà fait l'objet d'une communication préliminaire, assez étendue, à l'*Académie royale de Belgique* [1]. L'auteur de ce travail confirme les dernières conclusions de Van Beneden sur l'origine du placenta fœtal; toutes les descriptions qu'il donne se trouvent concorder fort exactement avec les nôtres, et pourraient être suivies avec nos planches sous les yeux. Nous avons plaisir à reproduire notamment deux de ses passages.

Le premier se rapporte à l'extension (épaississement) de l'ectoplacenta (couche plasmodiale) dans la muqueuse utérine. « Cet envahissement du derme par le plasmodium s'accompagne, dit Nolf (*op. cit.*, p. 214), du refoulement complet de toutes les cellules du derme, à l'exception des vaisseaux, qui restent en place et qui se trouvent englobés par le plasmodiblaste. Il se produit là, sous l'influence de la poussée plasmodiale, une dissociation parfaite des éléments d'un tissu, telle que la dissection la plus savante ne saurait la réaliser. Cet envahissement se produit sur toute l'étendue de la surface du placenta d'une manière uniforme, de façon que le plasmodiblaste présente toujours une surface externe lisse, en rapport avec le tissu paraplacentaire refoulé. — Les vaisseaux englobés en premier lieu sont les branches artérielles [2] qui, au

envoi, nous ne pouvons encore disposer de pièces assez fraîches, assez bien conservées pour étudier les tout premiers stades de l'œuf, les stades décrits par Heape dans le mémoire analysé ci-dessus. Mais nous avons d'excellentes préparations pour tout ce qui concerne la formation du placenta depuis la première fixation du blastocyste à la muqueuse utérine. Nous pouvons dire dès maintenant que cette étude sera du plus grand intérêt, car elle nous montrera, dans l'évolution du placenta de la Taupe, des formes de transition entre ce que nous connaissons chez les Rongeurs, les Carnassiers et les Chéiroptères, et ce que nous aurons à étudier et avons déjà indiqué en passant, à plusieurs reprises, pour le placenta des Ruminants, des Solipèdes et des Pachydermes.

1. P. Nolf. Etude des modifications de la muqueuse utérine pendant la gestation chez le *Vespertilio murinus* (Bullet. Acad. R. de Belgique, 1895, XXX, p. 206.)

2. Ces vaisseaux sont des capillaires artériels ou *afférents*; de même que, quelques lignes plus loin, par *veines* il faut entendre capillaires veineux ou efférents.

stade didermique, étaient étroitement appliquées sur le plasmodium. Elles se présentent actuellement dans la partie la plus profonde du plasmodiblaste sous la forme de lacunes circonscrites par l'endothélium vasculaire et entourées de toutes parts par le plasmodium fœtal. Puis, peu à peu, le plasmodiblaste, gagnant toujours en épaisseur, a englobé les branches de diamètre moins considérable, qui réunissent radiairement les capillaires artériels profonds aux veines plus superficielles. Et il se trouve bientôt que, tandis qu'au stade didermique la surface externe du plasmodiblaste répondait aux branches artérielles du réseau, maintenant ce sont au contraire les veines qui forment un réseau très compliqué appliqué contre le placenta fœtal. » (Voir nos figures 114, 122, 125, 129.)

Le second passage se rapporte à la constitution des parois de ces vaisseaux efférents, dits veines. « Nous avons décrit les dispositions générales des vaisseaux; il nous reste ici à citer les modifications histologiques que leur étude apprend. Ces modifications portent sur les troncs veineux[1] seulement. Les artères gardent leur structure de capillaires normaux. Quant aux veines, elles présentent une prolifération de leur endothélium, qui avait débuté dans les stades antérieurs et s'accentue encore ultérieurement. Cette prolifération des cellules endothéliales veineuses est surtout développée dans les sinus veineux de la périphérie du placenta. Elle acquiert en cet endroit des proportions considérables et figure de véritables bourgeons pleins, développés sur la paroi du vaisseau. Cet épaississement des parois veineuses est énorme dans certains endroits. Il déforme complètement la paroi vasculaire, et les dimensions de celle-ci sont souvent plus considérables que le diamètre du vaisseau. La lumière de la veine ne semble cependant jamais obstruée. Seulement, comme ces vaisseaux veineux décrivent, par suite de la prolifération de leurs éléments, un trajet très irrégulier, rendu plus irrégulier encore par le fait que la prolifération se fait très diversement, suivant les endroits, au point de produire par places de véritables bourgeons latéraux pleins, il est clair qu'une coupe faite dans n'importe quelle direction intéressera les vaisseaux non seulement au niveau de leur lumière, mais pourra couper ces bourgeons, qui donneront alors l'illusion d'une veine dont la cavité est bouchée. Ces parois bourgeonnantes sont souvent au contact

1. Même remarque que ci-dessus, c'est-à-dire par *troncs veineux*, *troncs artériels*, entendre *larges capillaires afférents* et *larges capillaires efférents*.

immédiat l'une de l'autre. Il est probable que, par places, s'opèrent des fusions entre bourgeons voisins qui se creuseront plus tard... Une autre constatation digne de remarque, c'est que l'épaississement des parois veineuses est surtout accentué du côté du vaisseau opposé à la surface placentaire; la paroi veineuse accolée au plasmodiblaste le présente à un degré beaucoup moindre.

«Si l'on étudie la constitution de ces parois, on les voit formées par des cellules assez volumineuses, de forme irrégulière, qui s'imbriquent les unes dans les autres... Certaines parois veineuses sont constituées uniquement par des cellules qui dérivent directement de l'endothélium veineux préexistant et non de l'apposition de cellules du derme ambiant. » (*Op. cit.*, p. 221.)

Explication des Planches X et XI.

Planche X.

Fig. 98. — (Pièce *m.*) Ensemble de l'utérus et de ses annexes; coupe longitudinale: grossissement de 9 fois. — Les figures 99, 100 et 101 représentent divers détails de cette même pièce.

Fig. 99. — (Pièce *m.*) Dispositions de l'ectoderme de l'œuf et de la muqueuse utérine dans la région moyenne (point *a*, fig. 101) de l'anneau placentaire de la figure précédente; grossissement de 400 fois. — E, ectoderme de l'œuf; — 1,1, capillaires dits intraplasmodiaux; — 2,2, capillaires dits épiplasmodiaux; — 3, capillaires ordinaires, non modifiés, de la muqueuse; — 4, glandes de la muqueuse (dans la *couche compacte* de la muqueuse utérine).

Fig. 100. — (Pièce *m.*) Reproduction, à un grossissement de 100 fois, de la région embryonnaire de l'œuf de la figure 98; — *pp*, fente mésodermique, première apparition du cœlome; — *lp*, région de la ligne primitive. L'embryon est ici vu selon une coupe longitudinale, mais oblique, c'est-à-dire que si la région *lp* passe par l'axe de l'embryon, celui-ci a été coupé un peu en dehors de son axe à son extrémité postérieure (partie gauche de la figure) et à son extrémité antérieure (partie droite). — En A, extrémité céphalique, qui était, sur ce sujet contrairement à l'orientation la plus fréquente, tournée vers le côté gauche de la mère; — *bc*, partie de mésoderme encore adhérente à l'endoderme; — *ma*, *mo*, prolongements mésodermiques destinés à l'amnios et à la vésicule ombilicale.

Fig. 101. — (Pièce *m.*) Une autre coupe longitudinale du même embryon que la figure 100, mais passant entièrement en dehors de l'axe

médian antéro-postérieur. — *bc*, region où le mésoderme adhère encore à l'endoderme.

Fig. 102. — (Pièce *m*.) Le sommet du pli amniotique des figures précédentes, à un grossissement de 400 fois (comparer avec la figure 96, pl. III); — en *ab*, la lame supérieure ou externe de la cavité ectoplacentaire; — en *c*, ce qui deviendra le sommet du pli amniotique proprement dit; — *p p*, *d*, *e*, les diverses parties, de plus en plus simples (clivées, puis non clivées), du prolongement mésodermique destiné à l'amnios; en *pp*, clivage de ce mésoderme.

Fig. 103. — (Pièce *n*.) Coupe longitudinale, mais un peu oblique de la région postérieure d'un embryon un peu plus avancé que dans les figures précédentes. Région postérieure de l'ébauche embryonnaire : — *pp*, fente pleuro-péritonéale; — A*l*, bourgeon mésodermique allantoïdien; — *lp*, ligne primitive; — 1, lame mésodermique interne de l'amnios ; — 2, lame mésodermique de la vésicule ombilicale; — en *a*, la région à laquelle appartiennent les parties réprésentées dans la figure 110; — les lignes F et G, sont des lignes de repère pour les coupes F et G de la figure 105.

Fig. 104. — (Pièce *o*.) Ensemble de l'œuf (coupe transversale de la corne utérine) qui a donné les figures 105 et 106; grossissement de 21 fois. — En *s*,*s*, place des îlots sanguins qui sont étudiés dans la figure 108; — *a*, région moyenne de l'ectoplacenta; — *b*, extrémité d'un repli amniotique; — *c*, bord inférieur de l'ectoplacenta; — *m*, limite de l'extension du mésoderme extra-embryonnaire.

Fig. 105. — (Pièce *o*.) Série de coupes transversales en allant de la région antérieure à la région postérieure de l'embryon.

Coupe A. — *p*,*p*, cœlome intra-embryonnaire (cœlome ou cavité péricardique); — *m a*, lame mésodermique de l'amnios non encore clivée (sans cavité cœlomique).

Coupe B. — Mêmes parties que précédemment, plus en arrière.

Coupe C. — Remarquer l'absence de cœlome interne, et la présence du cœlome externe (en *pe*.)

Coupe D. — Coupe au niveau de la tête de la ligne primitive, *pp*.

Coupe E. — Coupe au niveau de la partie moyenne de la ligne primitive : gouttière primitive, *lp*.

Coupe F. — Coupe au niveau de l'extrémité postérieure de la ligne primitive. (Voir la ligne F sur la figure 103.)

Coupe G. — Voir la ligne G sur la figure 103; — en A*l* le large bourgeon mésodermique de l'allantoïde.

Fig. 106. — Constitution de la région polaire inférieure de l'œuf de la figure 104 (pièce *o*); — grossissement de 360 fois; — *in*, endoderme; — *ex*, ectoderme.

Fig. 107. — (Pièce *n*.) La première apparition des îlots sanguins dans l'endoderme de la vésicule ombilicale de la figure 103; — grossissement de 400 fois; — *ms*, le bord libre du mésoderme; — *pp*, fente pleuro-péritonéale; *i n*, endoderme qui présente en *v* les transformations préludant à la production des îlots sanguins.

Fig. 108. — (Pièce *o*.) Production des ilots sanguins (*vv*) aux dépens de l'endoderme (voir les points *ss*, de la figure 104); grossissement de 400 fois; — 1, splanchnopleure; — 2, somatopleure; — 3, bourgeons placentaires de la somatopleure (villosités mésodermiques).

Fig. 109. — (Pièce *p*.) État des ilots sanguins sur la pièce de la figure 112. — *a*, cellule de l'endoderme en caryocinèse (voir le texte); — *b*, *c*, stades successifs de la formation des ilots sanguins.

Fig. 110. — (Pièce *n*.) État de la formation placentaire à la période de développement correspondant à la figure 103; — grossissement de 400 fois; — C, couche cytoblastique de l'ectoderme; — *p*, couche plasmodiale (plasmodiblaste de Van Beneden); — 1,1, capillaires intraplasmodiaux; — 2,2, capillaires épiplasmodiaux; — 3,3, capillaires normaux de la muqueuse utérine; — 4 et 5, couche compacte et couche claire de la muqueuse.

Fig. 111. — (Pièce *p*.) Coupe transversale de la corne utérine droite; — grossissement de 9 fois. — Comparer avec la figure 86 (pl. III). — En *a*, la région à laquelle appartiennent les parties représentées dans la figure 114; — en *x*, la partie centrale de la voûte de la cavité utérine, où viendra bientôt s'étendre la lame externe ou supérieure de la cavité ectoplacentaire.

Fig. 112. — (Pièce *p*.) L'œuf de la figure précédente repris à un grossissement de 21 fois. — En *s*, les ilots vasculaires étudiés dans la figure 109.

Fig. 113. — (Pièce *p*.) Étude de sept coupes de l'embryon de la pièce *p* (fig. 111, 112); — grossissement de 50 fois. — Comparer avec les coupes de la figure 105.

Coupe A. — Au niveau de l'extrémité antérieure de l'ébauche embryonnaire (voir la ligne AA, fig. 117); — *p*, cœlome péricardique.

Coupe B. — Au niveau de l'extrémité antérieure de la gouttière intestinale (voir la ligne BB, fig. 117).

Coupe C. — En G M, gouttière médullaire, avec les lames médullaires. La ligne *x* sert de repère pour expliquer la présence d'un peu de mésoderme sur l'extrémité droite de la figure 117 (pl. V.)

Coupe D. — En *pe*, cœlome externe; *Ch*, corde dorsale (gouttière cordale).

Coupe E. — *lp*, ligne primitive.

Coupe F. — Partie moyenne de la ligne primitive (voir la ligne F sur la figure 118); — *Al*, parties latérales du large bourgeon allantoïdien.

Coupe G. — Extrémité postérieure de l'amnios (voir la ligne G, fig. 118): — *Am*, indique la section de la base du repli amniotique postérieur; — *Al*, allantoïde (bourgeon mésodermique).

Fig. 114. — (Pièce *p*.) L'ensemble des parois utérines et de l'ectoplacenta de la figure 111 (région *a*) à un grossissement de 160 fois; — C, couche basale ou cytoblastique de l'ectoplacenta; — P, sa couche plasmodiale; — 1,1, capillaires intraplasmodiaux; — 2,2, capillaires épiplasmodiaux; — 4, couche claire, et 5, couche compacte (avec glandes) de la muqueuse utérine. — Tout le reste de la figure (partie gauche) représente la musculature de l'utérus.

Fig. 115. — (Pièce *p*.) Fragment de la couche claire de la muqueuse utérine, renfermant, à côté d'un capillaire épiplasmodial (en A), un capillaire doublé d'une enveloppe adventice de cellules conjonctives (B), capillaire qui représente un vaisseau afférent de la circulation maternelle; — grossissement de 400 fois.

PLANCHE XI.

Fig. 116. — (Pièce *q*.) Coupe longitudinale, axiale de l'embryon, grossissement de 45 fois; — *b*,*b*, extrémités des replis amniotiques antérieurs et postérieurs ; — *pe*, cavité du cœlome externe commençant à se prolonger dans le mésoderme du repli amniotique antérieur ; — *x*,*x*, région où la coupe passe un peu en dehors de l'axe de l'embryon.

Fig. 117. — (Pièce *q*.) La région céphalique de la figure précédente à un grossissement de 300 fois; —*pe*, cavité du cœlome externe; — en 1,1, première indication du capuchon céphalique de l'embryon, ou intestin antérieur ; — 2, lame mésodermique proamniotique ; — *p*, cœlome péricardique. — Les lignes AA et BB indiquent les niveaux des coupes A et B de la figure 113 ; — *ms*, mésoderme latéral (voir le texte et la ligne *x* sur la coupe C de la figure 113, pl. IV).

Fig. 118. — (Pièce *q*.) L'extrémité caudale de la figure 116 à un grossissement de 300 fois; — *Al*, allantoïde ; — les lignes F et G sont pour repérer les coupes F et G de la figure 113, et passent précisément par la région dite *trou mésodermique ano-génital*.

Fig. 119. — (Pièce *r*.) Ensemble de l'utérus au grossissement de 9 fois; — en 1 et 2, lieux de continuité des parties non dilatées du canal utérin avec la partie largement dilatée par le développement de l'œuf ; ces régions 1 et 2 marquent précisément la limite inférieure, le bord de l'ectoplacenta.

Fig. 120. — (Pièce *r*.) Ensemble de l'œuf ; grossissement de 21 fois ; — *a*,*a*, limites de l'extension du mésoderme ; — *b*,*b*, limites de l'ectoplacenta; — de *b* à *b*, l'œuf est didermique.

Fig. 121. — (Pièce *r*.) L'embryon et l'amnios au grossissement de 45 à 50 fois ; — en *a*, l'orifice amniotique non encore fermé; — en *b*, la lame supérieure ou externe de la cavité ectoplacentaire ; — en *c*, la saillie du pli amniotique proprement dit; — 1, 2, 3, les premières prévertèbres ; — 4, région latérale du trou mésodermique ano-génital (voir ce trou sur la figure 124).

Fig. 122. — (Pièce *r*.) La partie postérieure de l'orifice amniotique de la figure précédente au grossissement de 400 fois (comparer avec la figure 102) ; — en *a* et *b*, lame supérieure ou externe de la cavité ectoplacentaire ; en *a*, sa portion plasmodiale ; en *b*, sa portion encore à l'état de cytoblaste ; — *c*, saillie du pli amniotique proprement dit ; — *ma*, mésoderme amniotique.

Fig. 123. — L'extrémité céphalique de la figure 121, reprise à un grossissement de 300 fois. — Lettres et chiffres comme pour la figure 117, excepté que 2 indique, non la lame mésodermique proamniotique,

mais le trou mésodermique proamniotique. — En C, première apparition des cellules endothéliales du cœur.

Fig. 124. — L'extrémité caudale de l'embryon de la pièce *r*, mais sur une coupe bien médiane, axiale (une autre coupe que celle de la figure 121) ; — A, aire ano-génitale (trou mésodermique ano-génital) ; — B, indication du cul-de-sac endodermique de l'allantoïde ; — Q, début de la saillie caudale.

Fig. 125. — (Pièce *r*.) Constitution de l'ectoplacenta chez le **Murin**, qui a donné les figures 119 à 124 ; — G, noyau géant des couches les plus externes du plasmode ; — AF, capillaire afférent ; — les autres chiffres comme dans la figure 114.

Fig. 126. — (Pièce *s*.) Vue d'ensemble d'une coupe longitudinale de l'utérus ; grossissement de 9 fois. (Comparer avec la figure 119.) — VA, vaisseaux afférents au placenta.

Fig. 127. — (Pièce *s*.) Ensemble de l'œuf de la figure précédente au grossissement de 21 fois. — Le mésoderme et l'aire vasculaire descendent plus bas (en *bb*) que sur la figure 120.

Fig. 128. — (Pièce s.) L'embryon et l'amnios repris à un grossissement de 45 à 50 fois ; — en *a*, la lame supérieure ou externe de la cavité ectoplacentaire ; — *c*,*c*, les replis amniotiques proprement dits (voir la figure 132) ; — en 2, le proamnios ; — les lignes 136-141 sont pour repérer les figures 136-141 de la planche VI, coupes transversales d'un autre embryon. — A,B, comme dans la figure 124.

Fig. 129. — (Pièce *s*.) Constitution de l'ectoplacenta chez le **Murin** qui a donné les figures 126, 127, 128 et 132 ; — 1,1, capillaires intraplasmodiaux profonds (ou internes) ; — *1a*, *1a*, capillaires intraplasmodiaux superficiels (ou externes) ; — 2, capillaires épiplasmodiaux ; — 3, capillaires normaux de la muqueuse utérine.

Fig. 130. — (Pièce *t*). Extrémité céphalique de l'embryon au grossissement de 100 fois. — Les lignes 150-156 sont des repères pour les figures 150-156 de la planche suivante. — OM, veine omphalo-mésentérique (base du cœur) ; — AO, le premier arc aortique.

Fig. 131. — (Pièce *t*). Extrémité caudale de l'embryon, au grossissement de 100 fois; — Q, saillie caudale ; — A*l*, bourgeon mésodermique allantoïdien ; — B, le cul-de-sac endodermique de l'allantoïde.

Fig. 132. — (Pièce s.) La région *a*, *c*, *c* (trou amniotique) de la figure 128, reprise à un grossissement de 400 fois ; — *a*, lame supérieure ou externe de la cavité ectoplacentaire tout entière à l'état de plasmode, avec noyaux géants ; — *c*,*c*, les plis amniotiques proprement dits ; — *pe*, le cœlome largement ouvert du mésoderme du pli amniotique postérieur ; (il est moins accentué dans le pli amniotique antérieur; moitié gauche de la figure) ; — A*m*, l'ectoderme amniotique proprement dit, dont les cellules deviennent minces et plates (fusiformes sur la coupe).

(*A suivre.*)

RECHERCHES

SUR LA

PUISSANCE TÉRATOGÈNE DE QUELQUES BOISSONS ALCOOLIQUES

Par Ch. FÉRÉ

Médecin de Bicêtre.

Dans plusieurs notes antérieures j'ai montré qu'il existe un rapport assez constant entre la puissance toxique et la puissance tératogène des alcools [1]. Il m'a paru intéressant de rechercher la puissance tératogène de quelques alcools naturels dans le but de vérifier si les mêmes rapports peuvent être aussi constatés à leur égard.

Je dois à l'obligeance de M. Laborde et de M. Ch. Girard les produits dits naturels que j'ai essayés, et dont il va être question dans ce travail.

1° Rhum.

Il s'agit d'un produit réputé de bonne qualité, densité de 92,60 ; titre, 54°. Nous l'avons comparé successivement à l'alcool éthylique et à l'alcool propylique purs.

Expérience I. — Douze œufs au sixième jour de la ponte reçoivent un vingtième de centimètre cube de rhum par œuf en injection dans l'albumen, et douze autres œufs du même jour reçoivent la même quantité d'alcool éthylique. Ils sont mis au même étage de la même étuve à 38°, la grosse extrémité à droite. Ils sont ouverts après 72 heures d'incubation.

a). Dans les œufs qui ont reçu le rhum, il y a sept embryons normaux

1. Ch. Féré, *Études expérimentales sur l'influence tératogène ou dégénérative des alcools et des essences sur l'embryon de poulet* (Journ. de l'anat. et de la physiol., 1895, t. XXXI, p. 161). — *Rech. sur la puissance tératogène et sur la puissance toxique de l'acétone* (Arch. de phys. norm. et path., 1896, p. 238).

de 51 heures en moyenne, dont deux sont déviés à 180°, un à 90° et deux à 45° ; il y a une absence de développement, un blastoderme sans embryon, un embryon kystique, un omphalocéphale et une absence de vésicules cérébrales.

b. Dans les œufs qui ont reçu l'alcool éthylique, il y a neuf embryons normaux de 47 heures en moyenne, dont deux déviés à 45°, un omphalocéphale avec absence de protovertèbres, une atrophie des vésicules cérébrales et une anophtalmie.

Exp. II. — Douze œufs au septième jour de la ponte, reçoivent un vingtième de centimètre cube de rhum par œuf, et douze autres œufs du même jour reçoivent la même quantité d'alcool éthylique. Ils sont mis ensemble à l'étuve à 38°, la grosse extrémité à droite, et ouverts après 72 heures d'incubation.

a. Dans les œufs qui ont reçu le rhum, il y a six embryons normaux de 47 heures et demie en moyenne, dont un dévié à 180°, un à 90° et un à 45°, trois absences de développement, une atrophie de la tête avec torsion, une anophtalmie, une cyclopie.

b. Dans les œufs qui ont reçu l'alcool éthylique, il y a huit embryons normaux de 47 heures et demie en moyenne, sans déviation, mais dont un en hétérotaxie, deux absences de développement, une atrophie de la tête et un blastoderme sans embryon.

Exp. III. — La même expérience est répétée avec des œufs au huitième jour de la ponte.

a. Dans les œufs qui ont reçu le rhum, il n'y a que trois embryons normaux de 47 heures et demie en moyenne, tous trois déviés à 45°, deux blastodermes sans embryon, un embryon kystique, deux omphalocéphales, deux atrophies de la tête, une absence de vésicules cérébrales, une anophtalmie avec duplicité du cœur.

b. Dans les œufs qui ont reçu l'alcool éthylique, il y a sept embryons normaux de 41 heures et demie en moyenne, dont un dévié à 90° et un à 45°, deux atrophies de la tête, une atrophie de la tête avec absence de protovertèbres, une cyclopie avec duplicité du cœur et un embryon granuleux.

Exp. IV. — La même expérience est faite avec des œufs au quatrième jour de la ponte.

a. Dans les œufs qui ont reçu le rhum, il y a six embryons normaux de 49 heures en moyenne, dont deux déviés à 45°, quatre blastodermes sans embryon, une anophtalmie et une atrophie de la tête.

b. Dans les œufs qui ont reçu l'alcool éthylique, il y a huit embryons normaux de 45 heures en moyenne, dont trois déviés à 45°, une absence de développement, un embryon kystique et une anophtalmie.

Dans ces quatre expériences, nous voyons que les 48 œufs qui ont reçu le rhum ne contiennent que 22 embryons normaux ou 45,83 pour 100, tandis que ceux qui ont reçu l'alcool éthylique en contiennent 32 ou 66,66 pour 100. Il est à remarquer que dans

les œufs qui ont reçu l'alcool éthylique, si les développements normaux sont plus nombreux, ils sont un peu moins avancés en général; c'est une exception assez rare à la règle : la déformation en fonction du retard de développement.

Dans les œufs qui ont reçu le rhum, il y a 13 embryons déviés sur 22, soit 59,09 pour 100; tandis que dans les œufs qui ont reçu l'alcool éthylique, il n'y en a que 7 sur 32, soit 21,87 pour 100.

Exp. V. — Douze œufs au cinquième jour de la ponte reçoivent un vingtième de centimètre cube de rhum; douze œufs du même jour reçoivent la même quantité d'alcool propylique pur. Les deux douzaines d'œufs sont mises ensemble à l'étuve à 38°, la grosse extrémité à droite. Elles sont ouvertes après 72 heures d'incubation.

a). Dans les œufs qui ont reçu le rhum, il y a 5 embryons normaux de 39 heures en moyenne, dont un dévié à 45°, un blastoderme sans embryon, un cyclope, un pseudencéphale et quatre atrophies de la tête.

b). Dans les œufs qui ont reçu l'alcool propylique, il y a 6 embryons normaux de 47 heures en moyenne, dont un dévié à 90°, un blastoderme sans embryon, une anophtalmie, un kyste caudal et trois atrophies de la tête.

Exp. VI. — La même expérience est répétée avec des œufs au sixième jour. Ils sont ouverts aussi après 72 heures d'incubation.

a). Dans les œufs qui ont reçu le rhum, il y a 6 embryons normaux de 36 heures en moyenne, dont un dévié à 45°, une absence de développement, deux blastodermes sans embryon, une cyclopie, une anophtalmie, une atrophie de la tête.

b). Dans les œufs qui ont reçu l'alcool propylique, il y a 5 embryons normaux de 37 heures en moyenne, sans déviation, un blastoderme sans embryon, trois embryons granuleux, une anophtalmie, une omphalocéphalie, une atrophie de la tête.

Dans ces deux expériences, nous voyons le rhum et l'alcool propylique laisser 11 développements normaux sur 24 œufs, soit 45,89 pour 100; le pouvoir tératogène des deux produits paraît donc très analogue.

Quant aux déviations, elles sont rares dans ces deux expériences : une sur onze (9,09 pour 100) dans le cas de l'alcool propylique et deux sur onze (18,18 pour 100) dans le cas du rhum.

2° Tafia.

Le tafia employé est au titre de 58° avec une densité de 91,80.

Exp. VII. — Douze œufs au cinquième jour de la ponte reçoivent un

vingtième de centimètre cube de tafia en même temps que douze autres œufs du même jour reçoivent la même quantité d'alcool éthylique. Ils sont tous mis à l'étuve à 38° en même temps, la grosse extrémité à droite. Ils sont ouverts après 72 heures d'incubation.

a. Dans les œufs qui ont reçu le tafia, il y a 4 embryons normaux de 48 heures et demie en moyenne, dont un dévié à 45°, deux absences de développement, un blastoderme sans embryon, deux atrophies de la tête, une cyclopie, une anophtalmie, un kyste caudal.

b. Dans les œufs qui ont reçu l'alcool éthylique, il y a 8 embryons normaux de 49 heures en moyenne, dont quatre déviés à 45°, deux atrophies de la tête, deux embryons kystiques.

Exp. VIII. — Dix œufs au septième jour de la ponte reçoivent un vingtième de centimètre cube de tafia et dix autres œufs reçoivent la même quantité d'alcool éthylique. Ils sont traités comme précédemment et ouverts après 72 heures d'incubation.

a. Dans les œufs qui ont reçu le tafia, il y a 6 embryons normaux de 49 heures en moyenne, dont un seul dévié à 45°, deux absences de développement, un blastoderme sans embryon et une anophtalmie.

b. Dans les œufs qui ont reçu l'alcool éthylique, il y a 8 embryons normaux de 50 heures en moyenne, dont un dévié à 90° et un à 45°, une anophtalmie et une atrophie de la tête.

Dans ces deux expériences, nous voyons que le tafia ne laisse que 10 développements normaux sur 22 œufs, soit 45,45 pour 100, tandis que l'alcool éthylique en laisse 16 sur 22, soit 72,72 pour 100.

Exp. IX. — Onze œufs au septième jour de la ponte reçoivent un vingtième de centimètre cube de tafia, tandis que onze œufs de même date reçoivent la même quantité d'alcool propylique : tous sont mis ensemble à l'étuve à 38°, la grosse extrémité à droite; ils sont ouverts après 72 heures d'incubation.

a). Dans les œufs qui ont reçu le tafia, il y a 6 embryons normaux de 49 heures en moyenne, sans déviation, deux blastodermes sans embryon, un embryon granuleux, deux atrophies de la tête.

b). Dans les œufs qui ont reçu l'alcool propylique, il y a 5 embryons normaux de 47 heures en moyenne, dont un dévié à 45°, un blastoderme sans embryon, deux embryons kystiques, deux atrophies de la tête.

Exp. X. — Deux douzaines d'œufs au huitième jour de la ponte sont traitées comme dans l'expérience précédente, et sont ouvertes aussi après 72 heures d'incubation.

a). Dans les œufs qui ont reçu le tafia, il y a 4 embryons normaux de 49 heures et demie en moyenne, dont un seul dévié à 45°, deux absences de développement, trois blastodermes sans embryon, un embryon kystique et deux atrophies de la tête.

b). Dans les œufs qui ont reçu l'alcool propylique, il y a 5 embryons

normaux de 42 heures et demie, dont un dévié à 45°, deux absences de développement, deux blastodermes sans embryon, un embryon granuleux, une anophtalmie, une atrophie de la tête.

Exp. XI. — Deux douzaines d'œufs sont traitées comme précédemment et ouvertes de même.

a). Dans les œufs qui ont reçu le tafia, il y a 6 embryons normaux de 45 heures en moyenne, sans déviation, une absence de développement, deux blastodermes sans embryon et trois atrophies de la tête.

b). Dans les œufs qui ont reçu l'alcool propylique, il y a 7 embryons normaux de 48 heures en moyenne, sans déviation, deux blastodermes sans embryon, un kyste de la queue, deux atrophies de la tête.

Exp. XII. — Répétition de l'expérience précédente sur des œufs au huitième jour de la ponte.

a). Dans les œufs qui ont reçu le tafia, il y a 6 embryons normaux de quarante-trois heures et demie en moyenne, sans déviation, deux blastodermes sans embryon, un cyclope, deux atrophies de la tête et une absence de développement.

b). Dans les œufs qui ont reçu l'alcool propylique, il y a 7 embryons, normaux de quarante et une heures en moyenne, dont deux déviés à 90°, deux cyclopes, une anophtalmie, un embryon kystique et une atrophie de la tête.

Dans ces quatre expériences, nous voyons que le tafia laisse 22 développements normaux sur 47 œufs, soit 46,80 pour 100, tandis que l'alcool propylique en laisse 24 sur 47, soit 51,06 pour 100, c'est-à-dire que l'échantillon de tafia paraît très peu plus tératogène que l'échantillon de rhum par rapport à l'alcool propylique.

3° Armagnac.

L'échantillon d'armagnac a une densité de 94,45 et marque 44°,5.

Exp. XIII. — Douze œufs au quatrième jour de la ponte reçoivent un vingtième de centimètre cube d'armagnac en même temps que douze œufs du même jour reçoivent la même quantité d'alcool éthylique. Ils sont mis ensemble à l'étuve à 38°, la grosse extrémité à droite. Ils sont ouverts après 72 heures d'incubation.

a). Dans les œufs qui ont reçu l'armagnac, il y a 8 embryons normaux de 49 heures en moyenne, dont un dévié à 45°, un blastoderme sans embryon, un embryon kystique, un cyclope et un spina-bifida.

b). Dans les œufs qui ont reçu l'alcool éthylique, il y a 8 embryons normaux de 50 heures et demie en moyenne, dont un dévié à 90°, une absence de développement, un embryon kystique, un omphalocéphale, une atrophie de la tête.

Exp. XIV. — La même expérience est répétée avec des œufs au sixième jour. Ils sont ouverts aussi après 72 heures d'incubation.

a). Dans les œufs qui ont reçu l'armagnac, il y a 7 embryons normaux de 47 heures et demie en moyenne, sans déviation, une absence de développement, un embryon granuleux, un embryon kystique, un omphalocéphale et un spina-bifida avec duplicité du cœur.

b). Dans les œufs qui ont reçu l'alcool éthylique, il y a 9 embryons normaux de 49 heures en moyenne, dont deux déviés à 45°, une cyclopie, une anophtalmie, une atrophie de la tête.

Dans ces deux expériences, l'armagnac laisse 15 développements normaux sur 24, soit 62,54 pour 100, tandis que l'alcool éthylique en laisse 17 sur 24, soit 70,83 pour 100, c'est-à-dire que l'armagnac paraît un peu plus tératogène que l'alcool éthylique. Dans les expériences suivantes, l'armagnac est comparé à l'alcool éthylique dilué et réduit à 45°.

Exp. XV. — Douze œufs au cinquième jour de la ponte reçoivent un vingtième de centimètre cube d'armagnac et douze œufs du même âge reçoivent la même quantité d'alcool éthylique réduit à 45°. Mis ensemble à l'étuve à 38°, la grosse extrémité à droite, ils sont ouverts après 72 heures d'incubation.

a). Dans les œufs qui ont reçu l'armagnac, il y a 7 embryons normaux de 49 heures en moyenne, sans déviation, trois blastodermes sans embryon, un cyclope, une atrophie de la tête avec duplicité du cœur.

b). Dans les œufs qui ont reçu l'alcool éthylique réduit, il y a 8 embryons normaux de 52 heures en moyenne, dont un seul dévié à 45°, une omphalocéphalie, une cyclopie avec duplicité du cœur, deux atrophies de la tête.

Exp. XVI. — Répétition de la précédente sur des œufs au quatrième jour.

a). Dans les œufs qui ont reçu l'armagnac, il y a 8 embryons normaux de 48 heures et demie en moyenne, dont un dévié à 45°, deux blastodermes sans embryon, un embryon granuleux, un embryon kystique.

b). Dans les œufs qui ont reçu l'alcool éthylique dilué, il y a 10 embryons normaux de 50 heures en moyenne, sans déviation, une omphalocéphalie et une anophtalmie.

Dans ces deux expériences, nous retrouvons la même puissance tératogène à l'armagnac, mais celle de l'alcool a diminué; tandis que l'armagnac laisse encore 15 développements normaux sur 24, soit 62,54 pour 100, l'alcool éthylique dilué en laisse seulement un de plus que précédemment, 18 sur 24, soit 79,17 pour 100, proportion qui d'ailleurs est très voisine de la moyenne des incubations artificielles normales.

4° Alcool de pomme de terre.

L'échantillon employé est à 89°.

Exp. XVII. — Douze œufs au septième jour de la ponte reçoivent un vingtième de centimètre cube d'alcool de pomme de terre et douze autres œufs du même jour reçoivent la même quantité d'alcool éthylique. Tous sont mis en même temps à l'étuve à 38°, la grosse extrémité à droite. Ils ont été ouverts après 72 heures d'incubation.

a). Dans les œufs qui ont reçu l'alcool de pomme de terre, il y a 6 embryons normaux de 44 heures et demie en moyenne, dont un dévié à 90°, deux absences de développement, une cyclopie et trois atrophies de la tête.

b). Dans les œufs qui ont reçu l'alcool éthylique pur, il y a 10 embryons normaux de 44 heures en moyenne, dont 2 déviés à 45°, une absence de développement et une anophtalmie.

Exp. XVIII. — La même expérience est répétée avec des œufs au huitième jour qui sont aussi ouverts après 72 heures d'incubation.

a). Dans les œufs qui ont reçu l'alcool de pommes de terre, il n'y a que 5 embryons normaux de 44 heures et demie en moyenne, dont un dévié à 45°, trois absences de développement, un blastoderme sans embryon, un omphalocéphale, un cyclope, une atrophie de la tête avec spina-bifida.

b). Dans les œufs qui ont reçu l'alcool éthylique, il y a 8 embryons normaux de 42 heures en moyenne, dont un dévié à 45°, deux absences de développement, un blastoderme sans embryon et un cyclope.

Dans ces expériences, nous voyons que l'alcool de pomme de terre ne laisse que 11 développements normaux sur 24 œufs ou 45,83 pour 100, tandis que l'alcool éthylique en laisse 18 sur 24, soit 79,17 pour 100.

La puissance tératogène de cet alcool de pommes de terre se rapproche de celle du rhum et de l'alcool propylique.

D'une manière générale ces résultats relatifs à la puissance tératogène, sont assez comparables à ceux qui ont été obtenus relativement à la puissance toxique des mêmes produits par M. Joffroy et Serveaux [1].

Un chimiste particulièrement compétent, M. Riche, a récemment accusé le monopole suisse de laisser dans son alcool des impuretés en quantité notable et en particulier de celles qu'on rencontre

1. Joffroy et Serveaux, *Nouveau procédé de mensuration de la toxicité des liquides par la méthode des injections intra-veineuses; application à la détermination de la toxicité des alcools* (Arch. de méd. expér., 1895, t. VII, p. 469).

dans l'alcool de pomme de terre. (La régie suisse tolère 0,12 à 0,14 d'huiles essentielles.) Il n'est donc pas sans intérêt de rapporter ici quelques faits relatifs à la puissance tératogène des alcools du monopole suisse.

J'ai examiné des échantillons de deux alcools du monopole au titre de 95°, mais bien différents au point de vue de leur puissance tératogène. Nommons les A et B.

5° Alcool A du monopole suisse.

Exp. XIX. — Douze œufs au huitième jour de la ponte reçoivent un vingtième de centimètre cube d'alcool A et douze œufs de même date reçoivent la même quantité d'alcool éthylique. Tous sont mis ensemble à l'étuve à 38°, la grosse extrémité à droite et sont ouverts après 72 heures d'incubation.

a). Les œufs qui ont reçu l'alcool du monopole contiennent 8 embryons normaux de 35 heures en moyenne, sans déviation; il y a trois absences de développement et un blastoderme sans embryon.

b). Dans les œufs qui ont reçu l'alcool éthylique, il y a 7 embryons normaux de 36 heures et demie en moyenne, dont un dévié à 90°, trois absences de développement et deux atrophies de la tête.

Exp. XX. — La même expérience est répétée avec des œufs au sixième jour de la ponte, qui sont ouverts aussi après 72 heures d'incubation.

a). Dans les œufs qui ont reçu l'alcool du monopole, il y a 7 embryons normaux de 49 heures et demie en moyenne, sans déviation, une absence de développement, un blastoderme sans embryon, un embryon kystique, un omphalocéphale, un cyclope.

b). Dans les œufs qui ont reçu l'alcool éthylique, il y a 8 embryons normaux de 46 heures en moyenne, un embryon kystique, un cyclope et trois atrophies de la tête.

En somme, les deux produits donnent un résultat identique dans ces deux expériences, 15 développements sur 24 œufs, soit 62,50 pour 100, proportion un peu inférieure à la proportion ordinaire à l'alcool éthylique.

6° Alcool B du monopole suisse.

Exp. XXI. — Douze œufs au sixième jour de la ponte reçoivent un vingtième de centimètre cube de l'alcool B du monopole suisse, et douze œufs du même jour reçoivent la même quantité d'alcool éthylique. Ils sont mis à l'étuve à 38° ensemble et ouverts après 72 heures d'incubation.

a). Dans les œufs qui ont reçu l'alcool du monopole, il y a 5 embryons normaux de 50 heures environ, dont un dévié à 40° et un à 45°, trois absences de développement, un cyclope, une anophtalmie et deux atrophies de la tête.

b). Dans les œufs qui ont reçu l'alcool éthylique, il y a 8 embryons normaux de 51 heures en moyenne, dont un dévié à 90° et un à 45°, et un en hétérotaxie, trois absences de développement et une anophtalmie.

Exp. XXII. — L'expérience est répétée avec deux douzaines d'œufs au quatrième jour qui sont ouverts aussi après 72 heures.

a). Dans les œufs qui ont reçu l'alcool du monopole, il y a 7 embryons normaux de 49 heures en moyenne, dont un dévié à 180° et un à 90°, une absence de développement, un omphalocéphale et trois atrophies de la tête.

b). Dans les œufs qui ont reçu l'alcool éthylique, il y a 11 embryons normaux de 47 heures en moyenne et une atrophie de la tête.

Exp. XXIII. — La même expérience est répétée avec deux douzaines d'œufs au septième jour qui sont ouverts aussi après 72 heures.

a). Dans les œufs qui ont reçu l'alcool du monopole, il n'y a que 6 embryons normaux de 48 heures, dont un dévié à 45°, une absence de développement, deux blastodermes sans embryon, un cyclope et deux atrophies de la tête.

b). Dans les œufs qui ont reçu l'alcool éthylique, il y a 7 embryons normaux de 43 heures, dont un dévié à 90°, un blastoderme sans embryon, un embryon kystique, une atrophie de la tête avec duplicité du cœur et deux atrophies de la tête.

Exp. XXIV. — L'expérience est répétée avec deux lots de onze œufs au sixième jour, ouverts aussi après 72 heures d'incubation.

a). Dans les œufs qui ont reçu l'alcool du monopole, il y a 5 embryons normaux de 48 heures en moyenne, quatre absences de développement, un omphalocéphale et une atrophie de la tête.

b). Dans les œufs qui ont reçu l'alcool éthylique, il y a 8 embryons normaux de 49 heures, dont trois déviés à 45°, une absence de développement, un embryon kystique et un cyclope.

Ces quatre expériences sont en somme remarquablement concordantes et leur ensemble nous montre que l'alcool B du monopole ne laisse que 23 embryons sains sur 47 œufs, soit 48,93 pour 100, tandis que l'alcool éthylique pur en laisse 34 sur 47, soit 72,59 pour 100.

7° Vin rouge de Macon.

Les expériences ont été faites avec un vin rouge de Mâcon dont voici l'analyse :

Alcool	9,6	0/0 en volume.
Extrait à 100°	18,60	en grammes par litre.
Extrait dans le vide	25,9	—
Sucre réducteur	1,20	—
Sulfate de potasse	0,48	—

dans l'alcool de pomme de terre. (La régie suisse tolère 0,12 à 0,14 d'huiles essentielles.) Il n'est donc pas sans intérêt de rapporter ici quelques faits relatifs à la puissance tératogène des alcools du monopole suisse.

J'ai examiné des échantillons de deux alcools du monopole au titre de 95°, mais bien différents au point de vue de leur puissance tératogène. Nommons les A et B.

5° Alcool A du monopole suisse.

Exp. XIX. — Douze œufs au huitième jour de la ponte reçoivent un vingtième de centimètre cube d'alcool A et douze œufs de même date reçoivent la même quantité d'alcool éthylique. Tous sont mis ensemble à l'étuve à 38°, la grosse extrémité à droite et sont ouverts après 72 heures d'incubation.

a). Les œufs qui ont reçu l'alcool du monopole contiennent 8 embryons normaux de 35 heures en moyenne, sans déviation; il y a trois absences de développement et un blastoderme sans embryon.

b). Dans les œufs qui ont reçu l'alcool éthylique, il y a 7 embryons normaux de 36 heures et demie en moyenne, dont un dévié à 90°, trois absences de développement et deux atrophies de la tête.

Exp. XX. — La même expérience est répétée avec des œufs au sixième jour de la ponte, qui sont ouverts aussi après 72 heures d'incubation.

a). Dans les œufs qui ont reçu l'alcool du monopole, il y a 7 embryons normaux de 49 heures et demie en moyenne, sans déviation, une absence de développement, un blastoderme sans embryon, un embryon kystique, un omphalocéphale, un cyclope.

b). Dans les œufs qui ont reçu l'alcool éthylique, il y a 8 embryons normaux de 46 heures en moyenne, un embryon kystique, un cyclope et trois atrophies de la tête.

En somme, les deux produits donnent un résultat identique dans ces deux expériences, 15 développements sur 24 œufs, soit 62,50 pour 100, proportion un peu inférieure à la proportion ordinaire à l'alcool éthylique.

6° Alcool B du monopole suisse.

Exp. XXI. — Douze œufs au sixième jour de la ponte reçoivent un vingtième de centimètre cube de l'alcool B du monopole suisse, et douze œufs du même jour reçoivent la même quantité d'alcool éthylique. Ils sont mis à l'étuve à 38° ensemble et ouverts après 72 heures d'incubation.

a). Dans les œufs qui ont reçu l'alcool du monopole, il y a 5 embryons normaux de 50 heures environ, dont un dévié à 40° et un à 45°, trois absences de développement, un cyclope, une anophtalmie et deux atrophies de la tête.

b). Dans les œufs qui ont reçu l'alcool éthylique, il y a 8 embryons normaux de 51 heures en moyenne, dont un dévié à 90° et un à 45°, et un en hétérotaxie, trois absences de développement et une anophtalmie.

Exp. XXII. — L'expérience est répétée avec deux douzaines d'œufs au quatrième jour qui sont ouverts aussi après 72 heures.

a). Dans les œufs qui ont reçu l'alcool du monopole, il y a 7 embryons normaux de 49 heures en moyenne, dont un dévié à 180° et un à 90°, une absence de développement, un omphalocéphale et trois atrophies de la tête.

b). Dans les œufs qui ont reçu l'alcool éthylique, il y a 11 embryons normaux de 47 heures en moyenne et une atrophie de la tête.

Exp. XXIII. — La même expérience est répétée avec deux douzaines d'œufs au septième jour qui sont ouverts aussi après 72 heures.

a). Dans les œufs qui ont reçu l'alcool du monopole, il n'y a que 6 embryons normaux de 48 heures, dont un dévié à 45°, une absence de développement, deux blastodermes sans embryon, un cyclope et deux atrophies de la tête.

b). Dans les œufs qui ont reçu l'alcool éthylique, il y a 7 embryons normaux de 43 heures, dont un dévié à 90°, un blastoderme sans embryon, un embryon kystique, une atrophie de la tête avec duplicité du cœur et deux atrophies de la tête.

Exp. XXIV. — L'expérience est répétée avec deux lots de onze œufs au sixième jour, ouverts aussi après 72 heures d'incubation.

a). Dans les œufs qui ont reçu l'alcool du monopole, il y a 5 embryons normaux de 48 heures en moyenne, quatre absences de développement, un omphalocéphale et une atrophie de la tête.

b). Dans les œufs qui ont reçu l'alcool éthylique, il y a 8 embryons normaux de 49 heures, dont trois déviés à 45°, une absence de développement, un embryon kystique et un cyclope.

Ces quatre expériences sont en somme remarquablement concordantes et leur ensemble nous montre que l'alcool B du monopole ne laisse que 23 embryons sains sur 47 œufs, soit 48,93 pour 100, tandis que l'alcool éthylique pur en laisse 34 sur 47, soit 72,59 pour 100.

7° Vin rouge de Macon.

Les expériences ont été faites avec un vin rouge de Mâcon dont voici l'analyse :

Alcool	9,6	0/0 en volume.
Extrait à 100°	18,60	en grammes par litre.
Extrait dans le vide	25,9	—
Sucre réducteur	1,20	—
Sulfate de potasse	0,48	—

Tartre..................	2,68	en grammes par litre.
Cendre.................	2,52	—
Acidité en SO^4H^2........	4,20	—
Déviation au polarimètre.	+ ,61	

La comparaison a été établie avec une solution d'alcool éthylique à 9,6 pour 100. Les injections ont dû être assez abondantes et elles ont un certain intérêt, car la coloration naturelle du liquide ne laisseraitpas passer inaperçu le moindre reflux du liquide injecté.

Quand on a perforé la coquille de l'œuf avec une pointe un peu plus volumineuse que la canule de la seringue à injection, ce qu'on voit refluer quand on pousse l'injection, la canule étant enfoncée à fond, c'est l'albumen de l'œuf. Quand l'albumen contient des grumeaux plus denses qui s'opposent au reflux, il faut arrêter l'injection et dégager l'orifice : si on continuait à pousser, on produirait l'éclatement de la coquille ou une transsudation de liquide à travers ses pores. Cette transsudation sous forme de gouttelettes plus ou moins nombreuses indique aussi bien que l'éclatement l'excès de pression qu'il faut éviter. Il faut arrêter l'injection dès qu'on sent une résistance : on comprend bien que la compression constituerait un traumatisme très propre à nuire par lui-même au développement de l'embryon. Les dangers de la compression sont d'autant plus grands que l'œuf est plus frais, puisque l'évaporation n'a pas encore eu le temps de faire de la place dans la cavité. Dans la saison chaude un œuf de quatre à cinq jours peut souvent recevoir un quart ou même un demi-centimètre cube de liquide sans qu'il se fasse aucun reflux d'albumen. L'espace libre augmente à mesure que l'œuf vieillit.

Exp. XXV. — Douze œufs au quatrième jour de la ponte reçoivent un demi-centimètre cube de vin rouge, et douze témoins de même date reçoivent la même quantité d'eau alcoolisée à 9,6 pour 100. Ils sont mis ensemble à l'étuve à 38°, la grosse extrémité à droite. Tous sont ouverts après 72 heures d'incubation.

a). Dans les œufs qui ont reçu l'eau alcoolisée, il y a 8 embryons normaux de 51 heures en moyenne, dont un dévié à 180°, deux à 90° et un à 45°. Une anophtalmie, une atrophie de la tête, un cyclope et un blastoderme sans embryon.

b). Dans les œufs qui ont reçu le vin rouge, il y a 7 embryons normaux de 51 heures en moyenne, dont deux déviés à 180° et trois à 45°, deux atrophies de la tête, un cyclope, un embryon kystique, et un blastoderme sans embryon.

Exp. XXVI. — Douze œufs au cinquième jour de la ponte reçoivent un

demi-centimètre cube de vin rouge, et douze temoins de même date reçoivent la même quantité d'eau alcoolisée à 9,6 pour 100. Ils sont mis ensemble à l'étuve, la grosse extrémité à droite, et ouverts après 72 heures d'incubation.

a). Dans les œufs qui ont reçu l'eau alcoolisée, il y a 11 embryons normaux de 46 heures et demie en moyenne, dont deux en hétérotaxie deux déviés à 160°, deux à 90° et trois à 45°, et une atrophie de la tête.

b). Dans les œufs qui ont reçu le vin rouge, il y a aussi 11 développements normaux de 45 heures et demie en moyenne, dont un dévié à 180°, un à 90° et trois à 45° et une atrophie de la tête.

La puissance tératogène de ce vin à la dose d'un demi-centimètre cube est très faible. Il laisse un nombre de développements très voisin de celui que laisse l'eau alcoolisée (75 pour 100 au lieu de 79,50) et même de la normale.

Exp. XXVII. — Répétition des expériences précédentes avec des œufs au dixième jour, qui reçoivent un centimètre cube de liquide au lieu de un demi-centimètre cube. Les œufs sont ouverts après 72 heures d'incubation.

a). Les œufs qui ont reçu l'eau alcoolisée contiennent 8 embryons normaux de 42 heures en moyenne, dont un dévié à 180° et quatre à 45°, une atrophie de la tête, deux embryons granuleux, un blastoderme sans embryon.

b). Les œufs qui ont reçu le vin rouge ne contiennent que 2 embryons normaux, un de 48 et un de 52 heures, sans déviation : il y a cinq absences de développement, un omphalocéphale, deux atrophies de la tête, un embryon granuleux et un blastoderme sans embryon.

Exp. XXVIII. — Répétition de la précédente avec des œufs au sixième jour. Ouverture après 72 heures d'incubation.

a). Dans les œufs qui ont reçu l'eau alcoolisée il y a 8 embryons normaux de 44 heures en moyenne, dont un seul dévié à 45°, deux atrophies de la tête, un embryon granuleux et un blastoderme sans embryon.

b). Dans les œufs qui ont reçu le vin rouge, il y a 5 embryons normaux de 48 heures en moyenne, dont un dévié à 180°, un à 90° et deux à 45°, deux cyclopes, une atrophie de la tête avec duplicité du cœur, une anophtalmie, et trois blastodermes sans embryon.

Exp. XXIX. — Répétition de l'expérience précédente avec des œufs au quatrième jour.

a). Dans les œufs qui ont reçu l'eau alcoolisée il y a 6 embryons normaux de 44 heures et demie en moyenne, dont un dévié à 90° et un à 45°, deux cyclopes, deux atrophies de la tête, un embryon granuleux, un blastoderme sans embryon.

b). Dans les œufs qui ont reçu le vin, il y a 4 embryons normaux de 48 heures et demie en moyenne, dont un dévié à 180°, un omphalocéphale,

deux cyclopes, six embryons granuleux, deux blastodermes sans embryon et deux absences de développement.

Le résumé de ces expériences donne 11 développements sur 36 dans les œufs qui ont reçu le vin rouge, et 22 sur 36 dans ceux qui ont reçu l'eau alcoolisée, ou 40,55 pour 100 au lieu de 61,11. Ces chiffres montrent que l'alcool n'est pas le seul agent nuisible dans le vin rouge et que ce n'est pas peut-être le plus puissant.

8° Vin blanc de Bourgogne.

Les expériences ont été faites avec un échantillon dont voici l'analyse :

Alcool..................	7,9	0/0 en volume.
Extrait à 100°...........	14,80	en grammes par litre.
Extrait dans le vide......	20,2	—
Sucre réducteur.........	0,67	—
Sulfate de potasse.......	0,50	—
Tartre..................	2,61	—
Cendres................	1,88	—
Acidité (en SO^4H^2).......	5,13	—
Déviation au polarimètre.	+ 20′	
Acide sulfureux..........	traces.	

La comparaison a été établie avec une solution d'alcool éthylique à 7,9 pour 100.

Exp. XXX. — Douze œufs au quatrième jour de la ponte ont reçu un demi-centimètre cube de vin blanc et douze œufs du même jour la même quantité de la solution alcoolisée. Ils ont été mis ensemble à l'étuve à 38°, la grosse extrémité à droite, et ouverts après 72 heures d'incubation.

a). Dans les œufs qui ont reçu l'eau alcoolisée, il y a douze développements normaux de 49 heures en moyenne, dont un dévié à 135°, un à 90° et un à 45°.

b). Dans les œufs qui ont reçu le vin blanc il y a 9 embryons normaux de 43 heures en moyenne, dont deux déviés à 45°, une atrophie de la tête, une cyclopie, et un blastoderme sans embryon.

Exp. XXXI. — La même expérience est répétée avec des œufs au septième jour.

a). Dans les œufs qui ont reçu l'eau alcoolisée il y a 9 embryons normaux de 50 heures en moyenne, dont un dévié à 180°, deux à 90° et trois à 45°, un cyclope, une anophtalmie et un blastoderme sans embryon.

b). Dans les œufs qui ont reçu le vin blanc, il y a 8 embryons normaux de 43 heures en moyenne, dont un dévié à 90° et deux à 45°, un cyclope, une atrophie de la tête, un blastoderme sans embryon et une absence de développement.

Exp. XXXII. — Répétition des précédentes avec des œufs au huitième jour.

a). Dans les œufs qui ont reçu l'eau alcoolisée il y a 8 embryons normaux de 50 heures et demie en moyenne, dont deux déviés à 45° et un en hétérotaxie, un cyclope et deux absences de développement. Il y a en outre un monstre double qui n'a rien à faire avec l'intervention expérimentale.

b). Dans les œufs qui ont reçu le vin blanc il y a 7 embryons normaux de 48 heures en moyenne, dont un dévié à 90° et deux à 45°, une atrophie de la tête, une anophtalmie et trois blastodermes sans embryon.

Exp. XXXIII. — Répétition de la précédente avec des œufs au cinquième jour.

a). Dans les œufs qui ont reçu la solution d'alcool il y a 10 embryons normaux de 49 heures et demie, dont 4 déviés à 45° et un en hétérotaxie, une atrophie de la tête et un blastoderme sans embryon.

b). Dans les œufs qui ont reçu le vin blanc il y a 8 embryons normaux, dont un dévié à 135° et deux à 45°, deux atrophies de la tête, un omphalocéphale et une anophtalmie.

Les œufs qui ont reçu l'eau alcoolisée ont donné un nombre exceptionnel de développements normaux : 39 sur 48, soit 81,25 pour 100. Les proportions d'embryons normaux trouvés dans les œufs qui ont reçu le vin blanc est moindre, mais encore très satisfaisante, 32 sur 48, ou 66,66 pour 100. Les différences vont s'accentuer lorsqu'on augmentera la dose du liquide injecté.

Exp. XXXIV. — Douze œufs au cinquième jour de la ponte reçoivent un centimètre cube de vin blanc, en même temps que douze œufs du même âge reçoivent la même quantité d'eau alcoolisée. Ils sont traités comme précédemment.

a). Dans les œufs qui ont reçu l'eau alcoolisée, il y a 8 développements normaux de 49 heures et demie en moyenne, dont un dévié à 135° et deux à 45° et un en hétérotaxie, un omphalocéphale, deux cyclopes et un blastoderme sans embryon.

b). Dans les œufs qui ont reçu le vin blanc il n'y a que 3 embryons normaux, deux de 48 heures, dont un dévié à 45°, et un de 68 heures [1], trois atrophies de la tête, deux cyclopes, un kyste caudal, deux embryons granuleux et une absence de développement.

Exp. XXXV. — Répétition de la précédente avec deux lots de neuf œufs au huitième jour.

a). Dans les œufs qui ont reçu l'eau alcoolisée, il y a 6 embryons normaux de 49 heures et demie en moyenne, dont deux déviés à 45°, un embryon granuleux et deux absences de développement.

1. J'ai déjà eu occasion de signaler ces faits exceptionnels, intéressants au point de vue de l'équation trophique du blastoderme (*C. R. soc. de Biologie*, 1895, p. 673 et 1896, p. 790).

b). Dans les œufs qui ont reçu le vin blanc, il y a 3 embryons normaux de 48 heures en moyenne dont un dévié à 45°, quatre atrophies de la tête, un cyclope, et un blastoderme sans embryon.

Exp. XXXVI. — Répétition de la précédente avec deux lots de dix œufs au neuvième jour.

a). Dans les œufs qui ont reçu l'eau alcoolisée, il y a 5 développements normaux de 53 heures en moyenne, dont un dévié à 90° et quatre à 45°, une atrophie de la tête, un cyclope, un omphalocéphale, un kyste caudal, un blastoderme sans embryon.

b). Dans les œufs qui ont reçu le vin blanc, il y a 4 embryons normaux de 50 heures en moyenne, un dévié à 135°, un à 90° et deux à 45°, deux atrophies de la tête, un cyclope, deux blastodermes sans embryon et une absence de développement.

Le résumé de ces expériences donne 10 développements sur 31 dans les œufs qui ont reçu le vin blanc et 19 sur 31 dans ceux qui ont reçu l'eau alcoolisée, ou 32,25 pour 100 au lieu 61,29.

Ces chiffres montrent que dans le vin blanc, pas plus que dans le vin rouge, l'alcool n'est pas le seul agent nuisible. Ces résultats méritent d'être rapprochés de ceux de M. Daremberg, qui a vu qu'un lapin qui résiste à la dose d'alcool dilué contenue dans une quantité donnée de vin ne résiste pas à cette quantité de vin [1]. Ce sont encore des faits nouveaux de nature à confirmer le rapport qui existe entre la puissance toxique et la puissance tératogène des agents chimiques; rapport très intéressant à établir au point de vue de la pathogénie de la dégénérescence.

Si la toxicité des boissons alcooliques est surtout, comme le dit M. Duclaux [2], en rapport avec la quantité qu'avec la qualité, la qualité n'est pas non plus à dédaigner.

1. Daremberg, *La toxicité des boissons alcooliques mesurée à l'aide des injections intra-veineuses chez le lapin* (Arch. de méd. expérimentale, etc., 1895, p. 719).
2. E. Duclaux, *La question de l'alcool* (Ann. de l'Institut Pasteur, 1896, p. 358).

NOTE SUR L'INNERVATION

DU

PREMIER ESPACE INTER-DIGITAL DU PIED

Par le Dr TROLARD

Professeur à l'école de médecine d'Alger.

Tous nos ouvrages classiques, même les plus récents, décrivent trois branches nerveuses dans le premier espace inter-digital du pied : 1° collatéraux dorsaux superficiels, émanant du musculo-cutané; 2° collatéraux dorsaux moyens ou profonds émanant du tibial; 3° collatéraux plantaires.

Cette richesse nerveuse au pied a lieu de surprendre, alors surtout qu'elle ne se rencontre pas à la main. J'ai tenu à être édifié sur ce point; voici le résultat de mon enquête :

De quinze préparations, dont dix dues à mes élèves, il résulte que les collatéraux dorsaux profonds n'existent pas; que les dorsaux superficiels — ou plutôt les dorsaux, simplement, puisqu'ils sont seuls — sont fournis tantôt par le musculo-cutané, tantôt par le tibial, tantôt mi-partie par l'un et mi-partie par l'autre.

Quand le tibial donne les deux collatéraux, le musculo-cutané s'arrête des deux côtés dans la peau, au niveau des articulations métatarso-phalangiennes; quand il ne donne qu'un collatéral, le musculo-cutané ne fournit qu'un seul rameau à la peau de l'articulation.

La disposition réciproque n'existe pas toujours quand c'est le musculo-cutané qui innerve le dos des orteils. Ou le tibial s'épuise dans le muscle pédieux (un cas), ou ses rameaux terminaux s'épuisent au devant de l'espace inter-métatarsien, ou bien enfin un de ces rameaux ou tous les deux vont s'anastomoser avec le musculo-cutané.

Les anastomoses entre les deux nerfs de la partie interne du pied présentent les plus grandes variétés. Elles me paraissent échapper à toute description. J'ajoute qu'elles ne sont pas constantes et que, dans quelques cas, il n'y a qu'un simple accolement des filets nerveux.

En résumé, les nerfs tibial et musculo-cutané sont chargés d'assurer l'innervation du dos du premier espace. Ils ont à se suppléer mutuellement de façon à ce que les communications avec le Bureau central soient régulièrement établies. Il leur est loisible de se relier l'un à l'autre, quand les circonstances l'exigent.

A propos de cette petite note, j'ai fait une remarque que j'ai déjà eu occasion de signaler; c'est que les dessinateurs d'anatomie sont souvent plus fidèles dans leurs planches que les descriptions qui les accompagnent. Dans toutes les figures qui représentent la distribution nerveuse au niveau du premier espace inter-digital on ne voit pas les trois nerfs collatéraux des auteurs.

REVUE GÉNÉRALE

CELLULE ET BIOLOGIE

Aussi loin qu'on remonte dans l'histoire de l'humanité, nous voyons l'homme préoccupé de trouver l'explication des phénomènes naturels dont il est le spectateur.

A toutes les époques, on constate deux tendances pour atteindre ce but : les uns se bornent à étudier la nature, à colliger les faits positifs et à en tirer les conclusions, tout en signalant les lacunes si nombreuses qu'elles comportent; d'autres prétendent aller plus loin : outre les rapports exacts que nous pouvons établir entre les faits connus, ils voudraient évoquer les lois qui président à l'origine, à l'évolution des êtres et celles qui enchaînent les phénomènes naturels.

Deux publications récentes semblent l'expression actuelle de chacune de ces tendances.

Y. Delage [1], auteur de beaux travaux d'anatomie et de développement comparés, s'est attaché à mettre en relief le côté philosophique et la portée générale des résultats qu'ont fournis les recherches entreprises dans ce siècle sur la matière vivante.

F. Henneguy [2], d'autre part, un des plus distingués parmi les cytologistes contemporains, s'est particulièrement appliqué à analyser, avec méthode, toutes les notions acquises sur le protoplasma depuis une vingtaine d'années.

« Ce livre, dit Delage, s'adresse aux philosophes et aux hommes curieux des choses de la science aussi bien qu'aux naturalistes... Ce qu'il faut aux philosophes pour les mettre en état de nous apporter le secours de leur intelligence, ce n'est donc point une instruction pratique, une éducation de laboratoire qu'ils n'ont pas le temps d'acquérir, mais quelques livres qui les mettent à l'aise au milieu des questions biologiques.

1. Yves Delage, *La structure du protoplasma et les théories sur l'hérédité, et les grands problèmes de biologie générale*, 1 vol. in-8, 878 p., Paris, Reinwald, 1895.

1. F. Henneguy, *Leçons sur la morphologie et la reproduction de la cellule*, faites au Collège de France pendant le semestre d'hiver 1893-1894, recueillies par Fabre-Domergue, 1 vol. in-8, Paris, 1896, G. Carré.

« Or les manuels ne sont bons à rien pour cela. D'abord je n'en sais point qui traitent de ces questions, et puis ils sont d'ordinaire à la fois incomplets, peu au courant et cependant aussi ardus que les gros traités. Un livre permettant aux philosophes et aux esprits cultivés de se mettre sans trop de peine au courant des questions générales de la Biologie n'existe pas encore, je crois. Aussi, en faisant celui-ci, ai-je cherché à le composer de manière à combler cette lacune... »

Delage divise son livre en plusieurs parties : la première comprend l'exposé des faits relatifs à la *cellule* (structure, fonctions et reproduction); à *l'individu* (régénération, greffe, génération, ontogenèse, sexe, etc.); à la *race* (hérédité, variations, formation des espèces) (p. 19 à 295).

Dans la seconde partie sont présentées et discutées les différentes théories qu'on a successivement émises sur la *structure du protoplasma*, la *division cellulaire*, l'*ontogenèse* et la *formation des espèces* (p. 299 à 401).

La troisième partie est réservée aux théories générales : l'*atavisme*, l'*évolutionnisme*, le *micromérisme* et l'*organicisme* (p. 403 à 737).

Après avoir étudié avec infiniment de clarté et de talent les nombreuses théories proposées pour résoudre les problèmes de l'Hérédité et de l'Évolution, l'auteur est obligé de reconnaître (p. 743), « qu'aucune ne présente une solution acceptable. Toutes pèchent en quelques points, non pas accessoires mais fondamentaux, et la plupart sont, en outre, appuyées sur des hypothèses gratuites et tout à fait improbables.

« Ce qui est plus grave en cela, c'est que leur insuffisance ne tient pas aux théories elles-mêmes, dont plusieurs sont combinées avec un art si admirable qu'il n'est guère possible de faire mieux; elle tient au système qui les englobe, à la conception même qui leur sert de point de départ...

« Il est à remarquer que, dans toutes ces théories fondées sur des hypothèses gratuites, il y a juste ce qu'on y a mis; elles rendent ce qu'on leur a confié, rien de plus; elles ne sont pas comme un sol qui fait germer et fructifier la graine, mais comme un coffre qui la conserve; c'est-à-dire qu'elles sont stériles.

« Darwin invente les *Gemmules*; il en tire la représentation des cellules, mais s'il veut en tirer la détermination de ces éléments, il faut qu'il y ajoute l'attraction des gemmules par les cellules; s'il veut expliquer la formation du Plasma germinatif et l'hérédité des caractères acquis, il faut qu'il ajoute leur circulation. Galton supprime la circulation de gemmules, mais il perd l'hérédité des caractères acquis, s'il veut conserver la détermination individuelle des cellules, il faut qu'il invente le classement des *Germes* par leurs attractions réciproques. — Naegeli invente ses *Micelles*, facteurs des propriétés abstraites, aussitôt il lui devient facile de faire tenir dans une tête de spermatozoïde tous les éléments de l'Hérédité, mais ce qu'il gagne de ce côté, il le perd du côté de la détermination individuelle des parties, car il ne sait plus où trouver la cause des combinaisons variées des facteurs toujours les mêmes. — Weismann invente les *Plasmas ancestraux*, l'Hérédité et

l'Atavisme n'ont plus de mystères, mais tout le reste est encore obscur. Veut-il avoir, comme Naegeli, l'avantage d'un nombre réduit de facteurs initiaux, il doit lui emprunter ses Micelles sous la forme de *Biophores*; veut-il avoir, comme Darwin, l'avantage de la représentation des cellules, il doit lui emprunter ses Gemmules, qui deviennent des *Déterminants*; veut-il concilier la détermination précise des cellules avec l'indétermination de leur noyau, il emprunte à De Vries sa migration intercellulaire des *Pangrènes*. Pour rendre compte de la Régénération, il lui faut imaginer les *Déterminants de remplacement*; pour le Bourgeonnement, les *Déterminants de réserve*; pour le dimorphisme, les *Déterminants doubles*. Si l'on découvre quelque autre processus de ce genre, il faudra inventer quelque autre sorte nouvelle de déterminant.

« La richesse de ces théories est exactement proportionnelle à la complication de leur hypothèse et, par suite, à leur invraisemblance. Les moins compliquées sont celles de Spencer, de Haake, De Vries, d'Altmann, de Wiesner, on a vu qu'elles n'expliquent pas grand'chose; celles de Darwin, de Naegeli, de Weismann expliquent presque tout, mais aussi quelle complication invraisemblable, quel entassement d'hypothèses fabuleuses. »

Tel est le jugement longuement motivé (son exposé occupe 747 pages) que porte Delage sur les théories de ses prédécesseurs.

Ensuite, l'auteur « entre lui-même dans cette voie et recherche à quelles solutions vraiment acceptables on peut arriver, dans l'état actuel de nos connaissances, en s'appuyant seulement sur des faits démontrés et sur des hypothèses *réglées* ».

C'est ainsi qu'il s'attaque (p. 747 à 838) à son tour aux grands phénomènes biologiques : l'Assimilation, la Division et le Fonctionnement de la cellule, la Fécondation, l'Ontogénèse, la Différenciation histologique et anatomique, l'Hérédité, la Variation, l'Origine des espèces, la Complication progressive du plasma germinatif et surtout l'Adaptation.

Il est fort difficile de dire à quel point Delage a réussi, dans sa périlleuse entreprise à offrir au lecteur une théorie satisfaisante. Il avoue lui-même (p. 747) que nos connaissances ne le permettent pas encore. Lui aussi, plus d'une fois, s'est vu forcé de rester sur le terrain de l'hypothèse, parce que les expériences qu'il a entreprises ne sont pas assez avancées et qu'il lui semble inutile d'escompter les résultats qu'elles laissent entrevoir.

F. Henneguy procède tout différemment. Fort de son expérience personnelle et d'une érudition qui s'est assimilé tout ce qu'on a écrit sur la cellule au cours de ces dernières années, l'auteur s'est attaché à grouper et à exposer les faits, « aussi bien ceux qui paraissent être définitivement acquis à la science que ceux qui sont encore controversés et demandent de nouvelles recherches ».

Après avoir fait l'historique de la cytologie, Henneguy passe en revue les théories relatives à la composition chimique et à la *structure*, soit *homogène*, soit *réticulée*, soit *fibrillaire*, soit *granulaire*, soit *alvéolaire* du protoplasma.

« On peut, conclut l'auteur (p. 60), comparer la constitution du protoplasma à celle du plasma sanguin qui, liquide pendant la vie, se compose de deux substances, l'albumine et la fibrine. La coagulation du plasma sanguin, privé de vie, fait apparaître, sous forme de filaments, la fibrine qui y était dissoute. L'on doit, jusqu'à un certain point, considérer aussi la plastine comme une sorte de fibrine, susceptible de se séparer du protoplasma sous forme d'un réseau de filaments ou d'amas de granulations, par la coagulation *post mortem* spontanée ou due à l'action des réactifs ».

La constitution du *noyau* serait également des plus complexes : après avoir rapporté les opinions émises par les auteurs, Henneguy (p. 101 et 103) pense que le noyau possède « un suc nucléaire et les éléments figurés, mais que la disposition de ces éléments peut varier des façons les plus diverses ».

A la suite des parties essentielles de la cellule (protoplasma et noyau), l'auteur étudie d'autres parties moins constantes, c'est-à-dire la *membrane cellulaire*, les *sphères attractives* avec leurs *centrosomes* et les *noyaux accessoires* (*Nebenkern*), enfin le *corps vitellin* de Balbiani.

En ce qui concerne l'origine des *centrosomes* et des *sphères attractives*, Henneguy résume les opinions de la façon suivante : « Pour les uns, ce sont des éléments du noyau, des nucléoles ou des corps particuliers, qui émigrent dans le cytoplasma au moment de la division indirecte; pour les autres, ce sont des corps de nature cytoplasmique on formés par une substance spéciale, indépendants du noyau et constituant des organes permanents de la cellule. En faveur de la première hypothèse, il n'existe qu'un petit nombre d'observations isolées et incomplètes; la seconde est appuyée sur de nombreuses recherches concordantes des auteurs qui ont vu les centrosomes et les sphères attractives exister en dehors du noyau dans les cellules à l'état de repos, et se diviser en même temps que le noyau pendant la caryodiérèse. La seule objection qu'on puisse faire à cette seconde théorie, c'est que le plus souvent les centrosomes cessent d'être visibles dans les cellules qui ne sont plus en état de division. »

Une leçon est consacrée à la *nutrition* de la cellule; les *produits de l'activité cellulaire et les différenciations fonctionnelles de la cellule* sont longuement décrits dans les leçons suivantes.

Onze leçons ont trait aux modes de reproduction et à la division de la cellule.

Nous y rencontrons un historique complet de la *division cellulaire*; et le tableau progressif et détaillé des découvertes relatives à ce sujet. Plus loin l'auteur examine les phénomènes du dédoublement longitudinal des anses chromatiques et les controverses auxquelles cette question a donné lieu. Il s'est efforcé d'attribuer à chaque observateur la part qui lui revient.

La *division directe* de différents éléments des Métazoaires et le macronucléus des Protozoaires sont étudiés dans une autre leçon.

Comparant les deux modes de division directe et indirecte, Henneguy conclut ainsi : « On peut admettre que la division indirecte du noyau a

commencé à apparaître chez les Protozoaires et dérive de la division directe par simple étranglement; que chez les êtres pluri-cellulaires cette forme de division est devenue le mode normal et le plus répandu de la multiplication cellulaire en même temps que les relations qui existent entre le noyau et le cytoplasma deviennent plus étroites, de telle sorte que l'intervention du cytoplasma, ou tout au moins d'une partie de celui-ci, le kinoplasma, devenait nécessaire pour que le noyau pût se diviser. La division directe a perdu au contraire de son importance et ne s'observe plus que dans les cellules âgées, dont le kinoplasma est détruit ou amoindri et dont le noyau est plus indépendant du protoplasma. »

Dans les leçons suivantes prennent place les recherches sur la *gemmation*, la *sporulation* et la *conjugaison*, la *conjugaison des infusoires* et la *fécondation*.

Les *lois de la division* et les *rapports des cellules entre elles* sont exposés dans la vingt-huitième leçon.

Quant aux relations entre le protoplasma et le noyau, elles constituent l'objet de la vingt-neuvième leçon : les expériences faites sur diverses cellules montrent « que le noyau exerce une action manifeste sur le protoplasma » (p. 462).

« Une masse de protoplasma dépourvue d'élément nucléaire est incapable de se reproduire, de sécréter une membrane d'enveloppe et ne peut continuer à vivre qu'un temps très limité. D'un autre côté, un noyau isolé du protoplasma n'est pas capable de vivre par lui-même. La vie cellulaire résulte des rapports réciproques du protoplasma et du noyau. Nous pouvons donc dire, avec M. Balbiani, que le protoplasma est le siège de toutes les manifestations vitales de la cellule; mais que, parmi ces manifestations, les unes ne dépendent que du protoplasma, les autres sont influencées par le noyau. Les fonctions de la vie de relation, mouvement et sensibilité, échoient au protoplasma; les fonctions de nutrition et de reproduction sont exercées concurremment par le protoplasma et le noyau. »

La vingt-neuvième leçon porte sur les *relations entre le protoplasma et le noyau*; la suivante, sur la *dégénérescence physiologique de la cellule*.

Enfin, la trente et unième et dernière leçon est réservée aux *questions théoriques relatives à la cellule*. A l'encontre de Delage, Henneguy accorde peu de développement aux hypothèses émises sur la constitution et la différenciation du protoplasma, sur la transmission et la variation des propriétés héréditaires :

« Toutes les théories, dit-il (p. 488), émises jusqu'ici pour expliquer les faits incontestables de l'hérédité et de la différenciation cellulaire, pour si ingénieuses et bien échafaudées qu'elles soient, ne vous rappellent-elles pas le mot de Molière : *Opium facit dormire quia est in eo virtus dormitiva?* » Comme on le voit par ces indications malheureusement trop brèves, Henneguy s'est astreint à un labeur immense; aucun des travaux, je puis dire innombrables, qui ont paru sur la structure des cellules végétales et animales, à quelque groupe qu'elles appartiennent, ne lui

est resté étranger. Les faits ont été analysés, toutes les opinions passées au crible, sans que l'auteur, *le plus souvent*, se soit rallié à l'une plutôt qu'à l'autre manière de voir.

« Je m'estimerai heureux, dit Henneguy pour conclure, si, en vous montrant dans ces leçons les nombreuses lacunes que présentent nos connaissances sur la cellule, j'ai réussi à vous donner le désir d'entreprendre des recherches personnelles pour combler ces lacunes. Tel doit être, en effet, le but de l'enseignement de cet établissement. »

On ne peut que féliciter le professeur de l'impartialité avec laquelle il admet les faits, d'où qu'ils viennent, et des horizons nouveaux qu'il montre à ses auditeurs. Bien que d'Henneguy n'ait pas voulu trancher certaines questions, on regrettera cependant qu'il se soit abstenu en mainte circonstance de porter un jugement critique sur les questions controversées. Un tableau d'ensemble résumant clairement et simplement certains problèmes aurait rendu de grands services. C'est ainsi qu'après les belles recherches de Van Beneden, Fol, Flemming, Bütschli, Rabl, Hertwig, Grüber, Zacharias, Boveri, etc., sur les cellules animales, après les remarquables découvertes de Guignard sur les cellules végétales, Henneguy, aussi bien et mieux que tout autre, puisqu'il s'est occupé lui-même avec succès de ce sujet, eût pu faire ressortir, d'une façon magistrale, le rôle que joue le protoplasma d'une part, le centrosome et le noyau de l'autre, dans la vie cellulaire. En dehors des faits nouveaux que découvre le chercheur et auxquels il attache, à tort ou à raison, une grande importance, le devoir du professeur consiste à dégager l'essentiel de l'accessoire et à faire profiter le monde scientifique en général et les travailleurs en particulier de son expérience en la matière.

Comme l'obligation s'en impose à tout critique sérieux, l'auteur ne se contente pas d'enregistrer les résultats fournis par chaque observateur, il expose au préalable le procédé qui a servi à les obtenir. Le bien fondé d'une opinion se mesure en effet à la valeur de la méthode.

Henneguy adopte d'une façon générale l'ordre chronologique; mettant à côté du nom de l'auteur du mémoire et des dessins la date à laquelle a paru le travail.

Pour quelles raisons l'auteur s'est-il départi de cette ligne de conduite si judicieuse en ce qui concerne certains problèmes [1]. C'est ainsi qu'au sujet de la *substance intercellulaire*, de l'*origine des fibrilles conjonctives*, il intervertit la chronologie et oublie de parler technique.

« Les anciens histologistes, Schwann, Robin, dit-il (p. 219), pensaient que ces fibrilles (conjonctives) dérivaient de la transformation même de ces cellules (conjonctives). Cette manière de voir, adoptée par Boll et d'autres auteurs, a été combattue par Henle, qui admettait au contraire qu'elles provenaient d'une différenciation de la substance fondamentale. Suivant Flemming, les fibrilles conjonctives résulteraient d'une différenciation du corps protoplasmique des cellules. M. Ranvier, qui s'est livré à une étude approfondie du tissu conjonctif, a reconnu que les fibres apparaissent réellement dans la substance intercellulaire, qui se trouve par conséquent douée d'une certaine vitalité propre. »

Il eût été intéressant d'examiner si, en 1875, le sérum iodé fixait les tissus aussi bien que le liquide de Flemming le fait en 1891 et si le premier de ces liquides montre les détails de la structure intime avec la même supériorité que le second.

Ce serait peut-être le cas de rappeler l'exemple historique de Harvey : bien qu'il eût démontré la circulation du sang, le grand physiologiste a repoussé la circulation de la lymphe, et cependant l'histoire désintéressée et impartiale a inscrit à côté de ce géant le nom modeste d'Aselli.

Pour résumer ma pensée après la lecture de ces deux beaux volumes, je dirai : L'exposé des faits non prouvés, des opinions contradictoires devrait être réservée aux seuls mémoires originaux; la biologie et la philosophie n'ont rien à gagner à cette accumulation de matières. « Les œuvres générales du célèbre naturaliste, dit Delage (p. 2) en parlant de Cuvier, ont fait plus de bruit que ses dissections : elles ont moins servi la science. » Mais outre les travaux spéciaux, de laboratoire, comme on dit aujourd'hui, il est bon d'apprendre au public les faits acquis, ceux qui marquent un progrès vers la découverte de la vérité. Ce n'est pas, à mon avis, abuser du nom de Harvey que de citer l'exemple de Bossuet qui, grâce au physiologiste anglais, a pu décrire exactement « le cours perpétuel du sang du cœur dans les artères, des artères dans les veines et des veines encore dans le cœur, d'où il est jeté de nouveau dans les artères ».

De tout ce que Bossuet a débité sur le sang et les esprits, malgré la beauté du style, il ne subsiste absolument rien, tandis que les travaux de Harvey ont servi de point de départ à toutes nos connaissances physiologiques.

Les découvertes importantes n'ont pas seulement pour effet de dissiper l'erreur et de détruire les superstitions; elles contribuent par surcroît à ouvrir de nouvelles voies et à susciter des découvertes complémentaires. L'exposé simple et clair des faits acquis avec les conclusions naturelles qui en découlent me semble plus utile et rendra plus de services au biologiste et au philosophe que les gros volumes bourrés d'hypothèses, lors même qu'ils se recommandent de la signature et du prestige d'un homme de génie.

ÉD. RETTERER.

REVUE CRITIQUE

LES NEURONES ET LES THÉORIES HISTOLOGIQUES DU SOMMEIL

Tout le monde connait aujourd'hui les intéressantes hypothèses suscitées par les notions nouvelles sur les rapports anatomiques des cellules nerveuses entre elles. Le Dr Azoulay vient de publier sur cette question une étude d'ensemble [1] dans laquelle il résume et discute tout ce qui a paru sur ces questions; et d'autre part le Dr Pupin, dans sa monographie [2], s'attache plus spécialement à exposer et développer la théorie de l'amœboïsme des cellules nerveuses. Il nous semble intéressant d'extraire de ces deux publications ce qui a rapport à la théorie histologique du sommeil. A cet égard deux manières de voir sont en présence :

A. — D'après Pupin, développant l'hypothèse de Mathias Duval, dans le sommeil, la non-réception ou la difficile réception des impressions extérieures est due à ce fait que la contiguïté est devenue moins intime dans les articulations des neurones inter-communiquants. Cette contiguïté est ainsi modifiée parce que les ramifications des cellules nerveuses s'écartent les unes des autres, soit en se rétractant légèrement chacune vers le corps cellulaire correspondant, soit en subissant un léger déplacement latéral. Entre ces deux modes de déplacement, nous ne choisirons pas, dit l'auteur; ils reviennent au même; ils sont tous deux possibles dans des prolongements tels que ceux des amibes. Ce sont en tout cas des mouvements ou déplacements de protoplasma; c'est ce que nous voulons dire par l'expression de *mouvements amœboïdes*.

Dans le sommeil ordinaire la non-réception ou la difficile réception des impressions extérieures n'est pas absolue. Certaines excitations externes arrivent jusqu'au cerveau et y déterminent les rêves. Ces phénomènes s'expliquent parce que la distance entre les ramifications écartées n'est pas devenue si grande qu'une excitation intense ne puisse la fran-

1. *Psychologie histologique et texture du système nerveux.* (L'année psychologique. 1896.)

2. Ch. Pupin, *Le Neurone et les hypothèses histologiques sur son mode de fonctionnement; théorie histologique du sommeil.* (Thèse de la Faculté de Médecine de Paris, 1896.)

chir, elle est seulement devenue plus difficile à franchir, et cela, selon des conditions variables, selon tel ou tel organe des sens, selon l'état du sujet.

Les particularités du réveil lui-même concordent parfaitement avec ce qu'on pourrait induire à priori en partant de la théorie histologique. Si le réveil est brusque, sous l'influence d'une énergique excitation d'un organe des sens, c'est d'abord dans le domaine de ce sens que les communications de cellules à cellules se rétablissent, puis, rapidement, toutes les articulations des neurones sont rétablies et l'état de veille est complet. Plus lent et plus hésitant est le réveil spontané, succédant à un repos réparateur suffisant. On dirait que, parmi les neurones, quelques-uns seulement d'abord sortent de leur état d'immobilité ou de rétraction ; ils étirent avec hésitation leurs prolongements protoplasmiques ; ils établissent des communications qu'ils interrompent presque aussitôt, pour les ouvrir de nouveau après un temps plus ou moins long ; le fonctionnement total et synergique des centres nerveux se rétablit ainsi peu à peu, par un progrès intermittent et éparpillé.

Ce sont les amibes ou les leucocytes qui présentent les phénomènes les plus comparables au sommeil. Dans une préparation en chambre humide, lorsque tout l'oxygène a été épuisé, les prolongements amiboïdes cessent de se produire : le leucocyte se rétracte et prend la forme sphérique. Il dort. Et en effet on le réveille en faisant pénétrer de l'oxygène dans la préparation. Comment ne pas comparer ce sommeil de l'être unicellulaire à celui des cellules nerveuses des êtres composés?

B. — Tout autre est la théorie de Ramon Cajal. L'éminent histologiste espagnol a été frappé par ce fait que les cellules de névroglie se présentent tantôt avec un corps cellulaire peu volumineux et des prolongements abondamment ramifiés, tantôt au contraire avec un corps cellulaire volumineux, mais des prolongements courts et moins subdivisés. Il pense qu'il ne s'agit pas là de deux éléments différents, mais de deux états différents d'un même élément. Les cellules névrogliques seraient comparables aux cellules pigmentaires ou chromatophores de la peau de certains animaux. Il pense donc que, dans l'état de repos cérébral, ces cellules névrogliques étant aussi au repos, ont tous leurs prolongements étalés, épanouis, interposés entre les terminaisons cylindraxiles d'un neurone et les ramifications protoplasmiques d'un autre. Par suite les courant nerveux ne passe pas. Que, par contre, les cellules névrogliques se contractent, que leurs prolongements retirent leurs ramifications, aussitôt les éléments cylindraxiles et protoplasmiques pourront se mettre en contact. A l'aide de cette conception, le repos mental, le sommeil naturel ou provoqué par des narcotiques ou la suggestion, s'explique par interposition, dans les articulations nerveuses, des branches isolantes étalées des cellules névrogliques, et leurs différents degrés par le plus ou moins grand nombre de cellules psychiques ainsi isolées, c'est-à-dire par le plus ou moins grand nombre de cellules névrogliques étalées, et par l'étalement plus ou moins complet de leurs ramifications.

NOUVELLE PUBLICATION MICROGRAPHIQUE

Nous sommes heureux de souhaiter la bienvenue à la nouvelle revue historique publiée par le professeur Ramon Cajal, sous le titre de : *Revista trimestrial micrografica*. (Madrid : 1er fasc., mars 1896.) Sous l'impulsion de l'éminent histologiste les études micrographiques ont pris en Espagne une extension et une importance considérables; un recueil périodique devenait nécessaire pour la publication des travaux du professeur de Madrid et de ses élèves.

Nous nous réservons d'analyser ultérieurement plusieurs des mémoires contenus dans ce premier fascicule; nous nous contenterons, pour aujourd'hui, d'en donner la liste, assez significative par elle-même.

Ramon Cajal. — Structure du protoplasma nerveux (avec six figures).

Ramon Cajal. — La phagocytose des plaquettes (hématoblastes) (avec deux gravures).

Ramon Cajal. — Relations des cellules nerveuses et névrogliques.

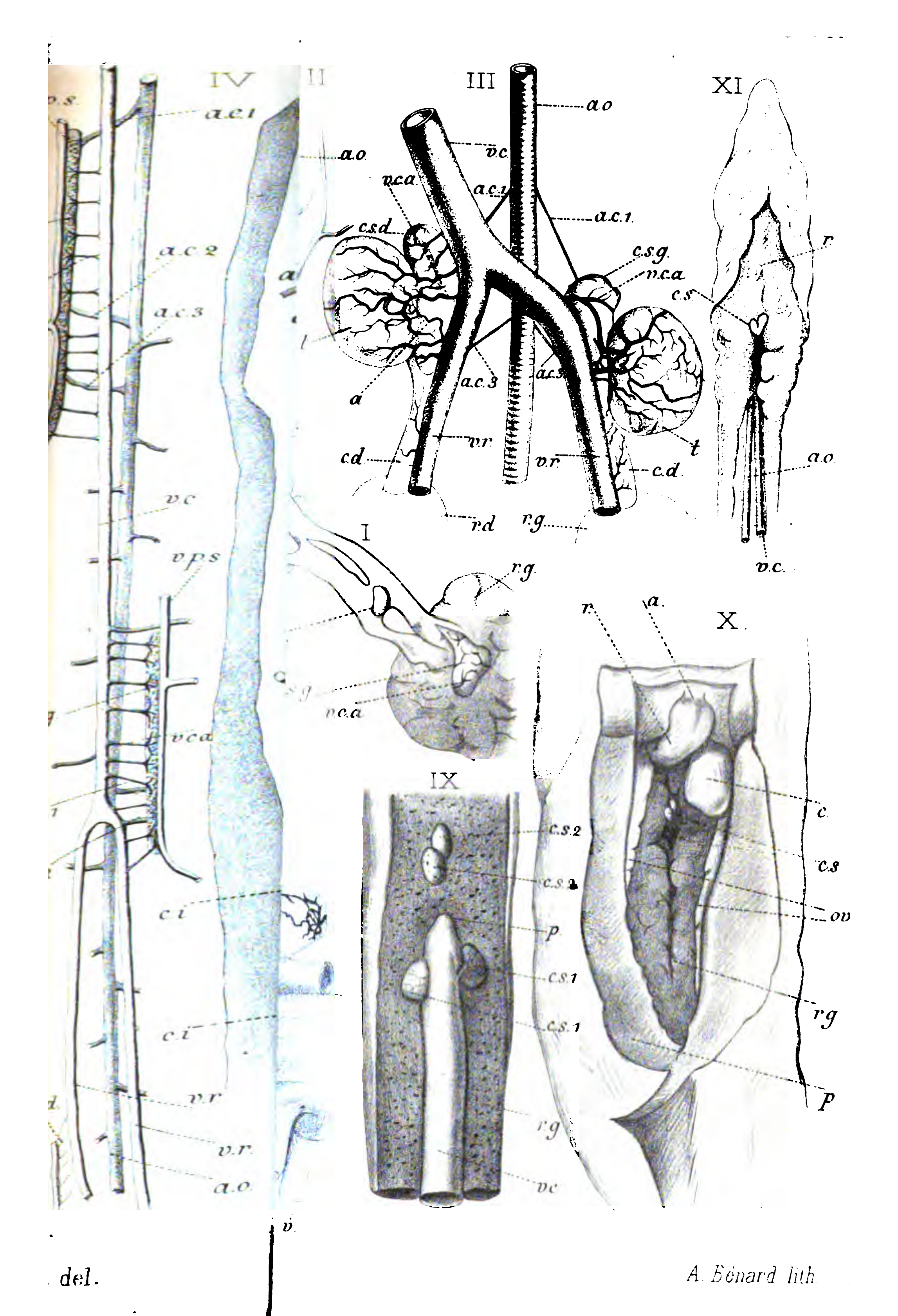
S. Fananas. — Tubes sécréteurs des glandes sudoripares.

P. Ramon. — Structure du cerveau du caméléon (avec figures dans le texte).

M. D.

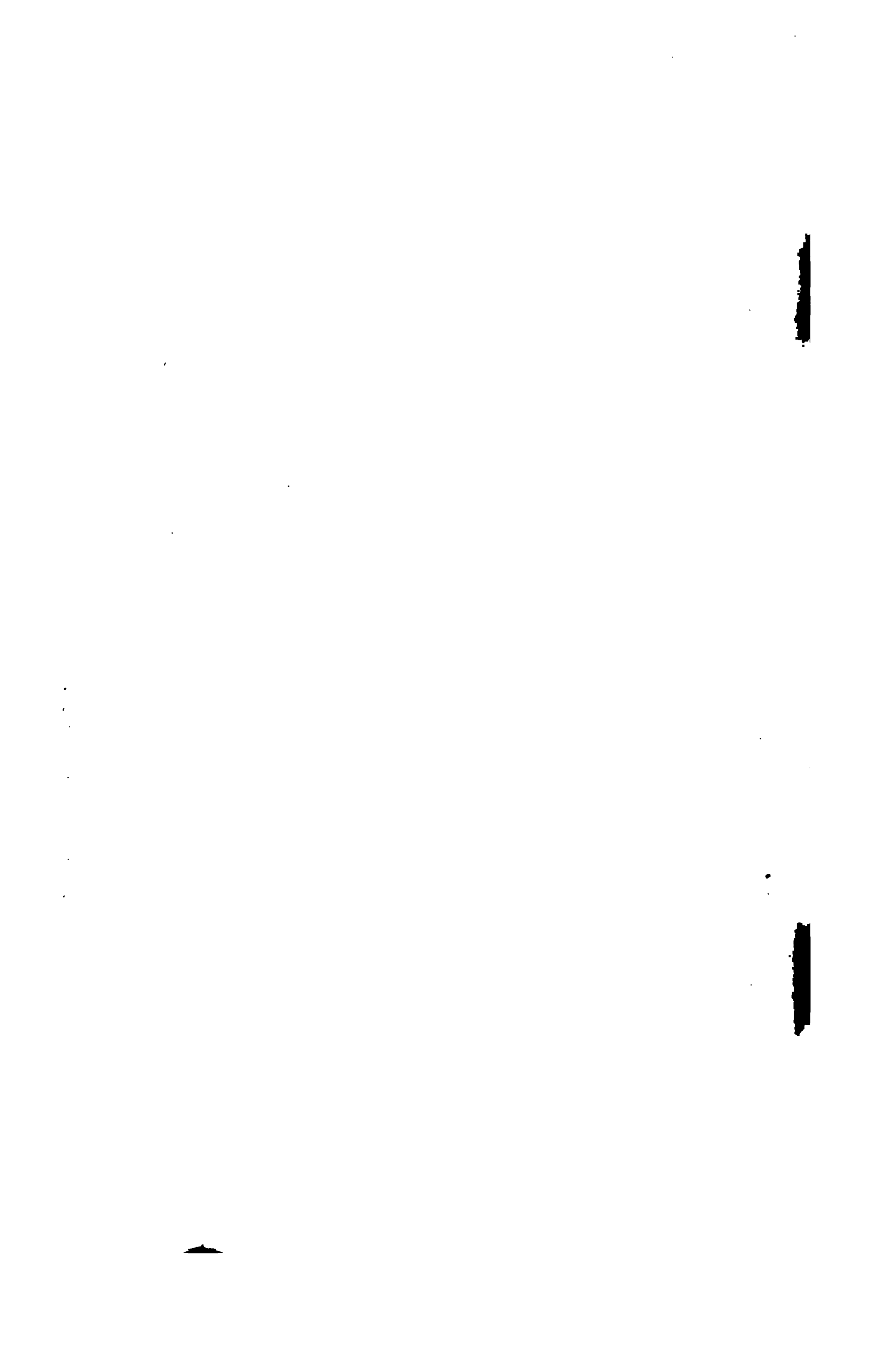
Le propriétaire-gérant : Félix Alcan.

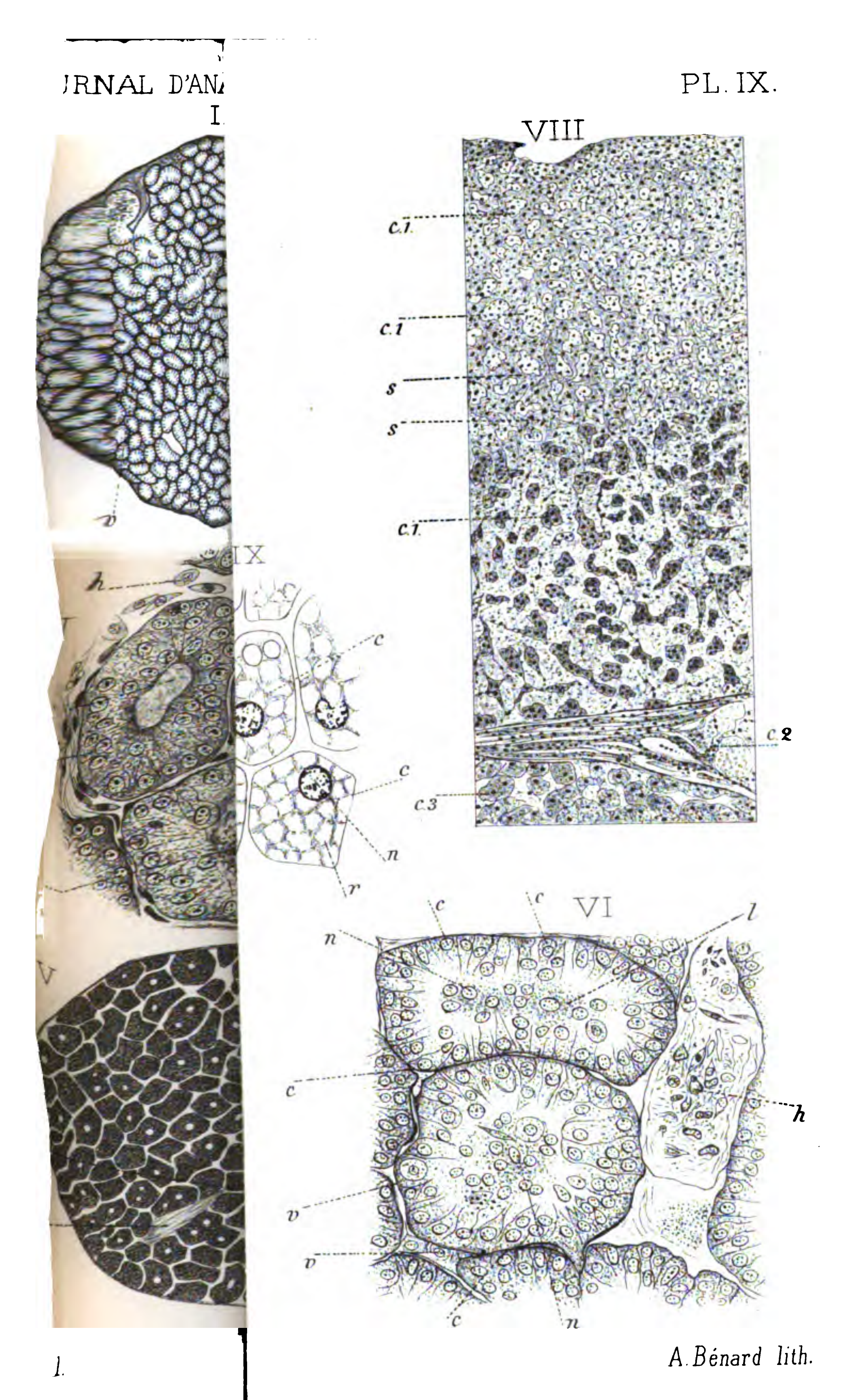
Coulommiers. — Imprimerie Paul BRODARD.



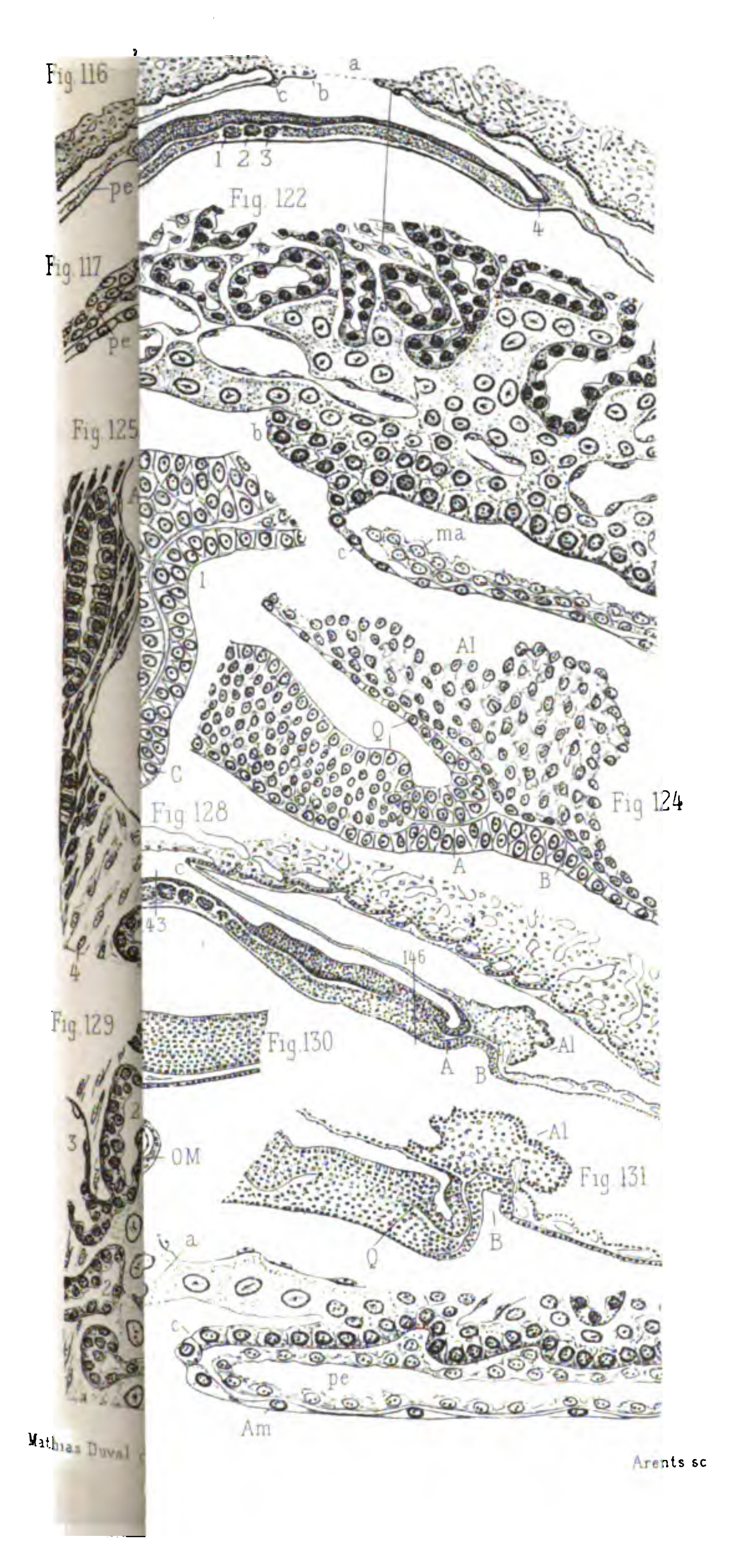
del.

A. Bénard lith





A. Bénard lith.



Mathias Duval

Arents sc

TABLE DES MATIÈRES

A. PETTIT. — Recherches sur les Capsules surrénales [illegible] (Planches VIII et IX.) [illegible]
MATHIAS DUVAL. — Études sur l'embryologie des [illegible] (Suite) (Planche X et XI.) [illegible]
CH. FÉRÉ. — Recherches sur la puissance tératogène de [illegible] boissons alcooliques [illegible]
TROLARD. — Note sur l'innervation du premier espace interosseux du pied [illegible]
REVUE GÉNÉRALE. — Cellule et biologie par *Ed. Retterer* [illegible]
REVUE CRITIQUE. — Les neurones et les théories histologiques du sommeil [illegible]
VARIA. — Nouvelle publication micrographique [illegible]

Le Journal de l'Anatomie et de la Physiologie paraît tous les deux mois :

CONDITIONS DE LA SOUSCRIPTION

Un numéro [illegible]
Un an, pour Paris [illegible]
— pour les départements et l'étranger [illegible]

CHAQUE LIVRAISON CONTIENT :

[illegible]

IL A ET QUATRE POUR OBJET :

[illegible]

[illegible] boulevard Saint-Germain.

[illegible]

JOURNAL

DE

L'ANATOMIE

ET DE

LA PHYSIOLOGIE

NORMALES ET PATHOLOGIQUES

DE L'HOMME ET DES ANIMAUX

Fondé par **CHARLES ROBIN** (1864-1885)

Continué par **GEORGES POUCHET** (1885-1894)

PUBLIÉ PAR **MATHIAS DUVAL**

Membre de l'Académie de médecine, professeur à la Faculté de médecine.

AVEC LE CONCOURS DE

MM. les Drs BEAUREGARD, TOURNEUX et RETTERER.

XXXIIe ANNÉE, 1896. — N° 5. — SEPTEMBRE-OCTOBRE

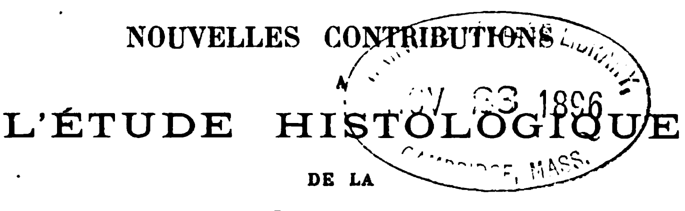
PARIS

ANCIENNE LIBRAIRIE GERMER BAILLIÈRE ET Cie

FÉLIX ALCAN, ÉDITEUR

108, BOULEVARD SAINT-GERMAIN, 108

1896



NOUVELLES CONTRIBUTIONS A L'ÉTUDE HISTOLOGIQUE DE LA RÉTINE ET A LA QUESTION DES ANASTOMOSES DES PROLONGEMENTS PROTOPLASMIQUES

PAR

S. RAMON CAJAL

Professeur d'histologie à l'Université de Madrid.

(PLANCHES XII, XIII, XIV ET XV.)

PRÉAMBULE.
I. — Évolution de quelques éléments rétiniens.
II. — Certains corpuscules spéciaux de la rétine des oiseaux (spongioblastes d'association).
III. — Les fibres centrifuges de la rétine des oiseaux.
IV. — De certaines cellules étoilées de la couche des bipolaires, dans la rétine des oiseaux.
V. — Spongioblastes déplacés.
VI. — Les cônes et les bâtonnets des oiseaux.
VII. — La question des anastomoses des expansions protoplasmiques.
Explication des planches.

Depuis la publication *in extenso* des résultats que nous avons obtenus à l'aide des méthodes de Golgi et Ehrlich, dans l'étude de la rétine des vertébrés [1], il est apparu un certain nombre de travaux relatifs à cet organe. Malgré leur valeur, ces travaux n'apportent aucune modification essentielle aux conclusions de nos recherches. Parmi eux nous citerons celui de Retzius [2], qui a confirmé nos observations sur le développement des éléments rétiniens et la structure

1. Cajal, La rétine des Vertébrés, *La cellule*, t. IX, fasc. I, 1892.
2. Retzius, Ueber die neuen Prinzipien in der Lehre von der Einrichtung des sensiblen Nervensystems, *Biolog. Untersuchungen*, Neue Folge, Bd IV, 1892.
Id. — Die Neuroglia des Nervus opticus und der Retina des menschen und der Säugetiere. *Biolog, Untersuch. Neue Folge*, Bd VI, 1894.

des fibres de Müller; puis et tout particulièrement le mémoire considérable de Kallius [1] et les nombreux articles que Dogiel [2] a publiés depuis 1888, époque à laquelle il appliqua à la rétine l'importante méthode d'Ehrlich au bleu de méthylène.

Le travail de Kallius possède une importance toute spéciale en ce qu'il prouve la concordance parfaite des révélations des méthodes de Golgi et d'Ehrlich lorsqu'on en fait une application patiente et qu'on interprète les résultats avec sagacité. Quant aux monographies de Dogiel, elles renferment un certain nombre de faits nouveaux, positifs, sur la structure de la rétine, bien que cet auteur ait travaillé exclusivement avec le bleu de méthylène, et que ce procédé ne soit pas exempt d'erreurs quand on se fie en aveugle à ses révélations.

D'autres recherches se rapportent à la question toujours débattue, toujours renaissante des réseaux protoplasmiques. Parmi elles, nous remarquons celles de Bouin [3] et de Renaut [4]. Nous nous en occuperons à la fin de ce travail en même temps que nous ferons la critique des images produites par le bleu de méthylène.

Enfin d'autres auteurs n'ont porté leur attention que sur quelques points de la rétine; tels sont Rejsek [5], qui a étudié la pénétration du nerf optique dans la rétine des rongeurs; Colucci [6], dont les recherches se sont concentrées sur la névroglie de la rétine d'un grand nombre d'espèces animales; Schafer et Gerdin Bird [7], qui se sont consacrés à l'examen de la fossette centrale de la rétine de l'homme et ont publié d'excellents microphotogrammes de leurs

1. Kallius, Untersuchungen ueber die Netzhaut der Säugetiere. Separat Abdruck, aus den anatomisch. Heften, herausgegeben von Fr. Merkel und Bonnet.

2. Dogiel, Zur Frage über den Bau der Nervenzellen und der Verhältnisse ihres Axencylinderfortsatzes, *Arch. für mikrosk. Anat.*, Bd 41. — Die Retina der Vögel, *même journal.*, Bd 44, 1895. — Ein besonderer Typus von Nerenzellen in der mittleren gangliosen Schicht der Vögel, *Anat. Anzeiger*, 1895. — Die Struktur der Nervenzellen der Retina, *Arch. f. mik. Anat.*, Bd 46.

3. Bouin, Sur les connexions des dendrites des cellules ganglionnaires dans la rétine, *Bibliographie anatomique*, n° 3, 1894.

4. Renaut, Sur les cellules nerveuses multipolaires et la théorie du neurone de Waldeyer, *Bulletin de l'Ac. de Médecine de Paris*, séance du 5 mars 1895.

5. Rejsek, L'entrée du nerf optique chez quelques rongeurs, *Bibliographie anatomique*, n° 2, 1895 (dans ce travail on a fait omission presque complète de toutes les recherches modernes sur la rétine).

6. Colucci, Sur la névroglie rétinique, etc., *Arch. italiennes de biologie*, t. XXIII, fasc. 1, 1895. (Cet auteur semble ignorer tous nos travaux sur la névroglie rétinienne, lesquels sont antérieurs au sien).

7. Schaffer et Gerdin Bird, Observations on the structure of the central fovea of the human eye, *Internat. Monatschr. f. Anat. u. Physiol.*, Bd XII. Heft 1, 1895.

préparations; enfin W. Krause [1], qui continue à publier ses observations détaillées et consciencieuses d'histologie comparée, tournant d'une façon toute particulière son esprit vers la morphologie, la structure et les propriétés chimiques des cônes et des bâtonnets.

Dans le présent travail, notre objectif est d'exposer quelques observations neuves, compléments de nos monographies antérieures. Elles ont trait :

1° A l'évolution des cônes et des bâtonnets et de quelques autres cellules de la rétine;

2° A l'existence de certains éléments non encore signalés et placés entre les spongioblastes chez les oiseaux;

3° A la présence d'un type spécial de cellule étoilée dans la couche des cellules bipolaires, également chez les oiseaux;

4° A l'existence de cellules amacrines inférieures ou déplacées, dans la couche des cellules ganglionnaires ;

5° Aux grains externes de la rétine des oiseaux, imprégnés au bleu de méthylène;

Et 6° aux fibres centrifuges et à leurs connexions avec les cellules amacrines.

Notre étude se terminera par quelques considérations critiques sur la théorie de la continuité substantielle des cellules nerveuses et sur l'interprétation véritable qu'il faut donner aux images trompeuses fournies par la méthode d'Ehrlich-Dogiel dans certaines conditions déterminées.

I

Évolution de quelques éléments rétiniens.

A. Développement des cônes et des bâtonnets. — On considère en général les cônes et les bâtonnets comme des cellules épithéliales différenciées et non comme des cellules nerveuses. Un grand nombre de caractères, en effet, semblent les en distinguer : l'aspect épithélioïde de leur portion périphérique; leur situation d'éléments limitants dans la cavité de la vésicule oculaire primitive, et même la présence d'une épaisse couche de sécrétion sur leur extrémité externe (articulation externe des cônes et des bâtonnets). — Mais, pour trancher cette question d'une manière définitive, il faudrait

1. W. Krause, Die Retina der Vögel, *Internat. Monatschr. f. Anat. u. Physiol.*, Bd XI, 1894. — Die Retina der Saugethiere, *même périodique*, Bd XII, 1895.

savoir si, dans le cours de leur évolution, les cônes et les bâtonnets ne prennent pas la forme de neuroblastes, c'est-à-dire si l'expansion cellulifuge ou descendante, qui offre une certaine analogie avec les cylindres-axes, n'est pas la première à se produire, ou si ces éléments visuels n'offrent pas une morphologie embryonnaire toute spéciale.

Abstraction faite de la portion extra-limitante des cônes et bâtonnets (articles internes et externes) qui, chez beaucoup de mammifères, n'évolue que très tardivement, les auteurs ont peu étudié l'évolution morphologique de ces éléments dans les périodes embryonnaires; même les auteurs les plus récents, tels que Moll[1], dont les recherches ont porté sur les embryons d'*Amblystoma* et de *Necturus*, ne se préoccupent point de ce point de vue. Peut-être faut-il attribuer cette lacune à la grande difficulté qu'il y a de différencier le corps des cellules visuelles de celui des autres cellules lorsqu'on emploie la méthode des coupes et que l'on colore par le carmin, l'hématoxyline et les différents pigments d'aniline.

Grâce à la méthode de Golgi, en usant de la double imprégnation et de l'enroulement, et en choisissant les animaux plus favorables à l'imprégnation, on arrive assez souvent à colorer les cellules visuelles embryonnaires et dans presque toutes leurs phases évolutives. Jusqu'à présent les meilleurs résultats que nous ayons obtenus l'ont été chez le chat et le chien nouveau-nés et à peine âgés de quelques jours. Le premier bain de durcissement doit durer deux à trois jours suivant l'épaisseur du bloc formé par la rétine enroulée; le second, seulement un jour, pour éviter leur friabilité excessive[2].

L'examen d'une préparation bien imprégnée, provenant de la rétine d'un chat nouveau-né, par exemple (Pl. XII, fig. 1, *d*, *e*, *g*, *f*), montre dans les deux tiers externes de cette membrane un grand nombre de petites cellules, pauvres en protoplasma, les unes unipolaires, les autres bipolaires, mais toutes dirigées parallèlement

1. Moll, Histogenesis of the Retina, *Journ. of Morphology*, vol. VIII, n° 2, 1893.

2. Pour réussir, il est nécessaire de modifier quelque peu le procédé original de l'enroulement, à cause de la petitesse et de la délicatesse des rétines que l'on manipule. Il est en effet impossible, à moins de grands écrasements, de saisir ces rétines extrêmement tendres avec des pinces pour les celloïdiner et pour les séparer du nerf optique. Aussi faut-il, après avoir ouvert l'œil et extrait l'humeur vitrée, replier la rétine jusqu'à son union avec le nerf optique à l'aide d'un pinceau très doux imbibé d'humeur aqueuse; puis on celloïdine la rétine en se servant de la sclérotique retournée en arrière comme pédicule, et lorsque la celloïdine est solidifiée, on coupe le nerf optique au ras de la sclérotique en tenant la rétine au-dessus du vase contenant le mélange osmio-bichromatique, dans lequel elle tombe sans qu'on ait à y toucher.

aux fibres de Müller. En comparant les préparations de chiens et chats nouveau-nés avec celles des mêmes animaux âgés de huit jours, époque à laquelle les grains externes sont tout à fait formés, on arrive à identifier, et sans laisser prise au moindre doute, ces cellules uni- et bipolaires de la portion externe de la rétine avec les corps des cellules visuelles. Cette même étude comparative nous fait savoir que les formes unipolaires sont les formes primordiales ou primitives, d'abord parce qu'elles sont les plus simples et puis parce que, très nombreuses dans les rétines embryonnaires, elles deviennent de plus en plus rares à mesure que l'animal avance en âge. Mais ce qu'il est difficile de décider, c'est de savoir quelles sont, parmi les diverses formes que l'on rencontre dans les cellules visuelles embryonnaires, celles qui correspondent aux cônes et celles qui correspondent aux bâtonnets. La morphologie de la portion extralimitante de ces éléments ne peut point servir de critérium, car à cette époque cette portion fait encore totalement défaut. Aussi, dans notre premier travail, avions-nous laissé ce point en suspens, de même que la question de l'ordre de succession des phases morphologiques du corpuscule visuel.

Nos récentes recherches nous ont fourni, pourtant, le moyen de distinguer à première vue, dans la période embryonnaire, un cône d'un bâtonnet. Le corps du cône, outre son épaisseur un peu plus grande, se montre coloré en noir, conséquence, sans doute, de l'enveloppement du noyau par une couche relativement volumineuse de protoplasma, tandis que le corps du bâtonnet est clair, rougeâtre ou châtain, aspect dû à une cuticule extrêmement déliée de protoplasma placée autour du noyau. Ce détail distinctif se confirme très bien lorsqu'on étudie les rétines d'évolution plus avancée (chat âgé de quatre jours) et celles qui, eu égard à la morphologie des grains externes, peuvent être considérées comme adultes ou presque (chat de huit à dix jours). A qui comparera les figures 1 et 2 de la planche XII, apparaîtront évidentes les différences sus-mentionnées, qui lui permettront en même temps de juger de leur valeur pour l'identification des cellules visuelles. Nous rappellerons que, d'ailleurs, la teinte pâle du corps des bâtonnets imprégnés au chromate d'argent n'est pas spéciale aux rétines embryonnaires, mais qu'elle se produit aussi toujours dans les rétines adultes de tous les mammifères, et qu'elle est même observable chez les poissons et les oiseaux nocturnes.

Fort des détails précédents, on peut déjà aisément suivre l'évolution des cellules visuelles dans toutes leurs phases.

Voici les principales phases, communes au bâtonnet et au cône.

1° *Phase germinale.* — Elle répond à la phase des corpuscules germinaux de His, et c'est à elle que correspondent, sinon d'une façon exclusive, du moins d'une façon prévalante, les phases mitosiques décrites par les auteurs dans la portion extérieure de la rétine embryonnaire (cellules proliférantes de Koganey et Chievitz).

La forme des cellules visuelles pendant cette période est irrégulière, sphéroïdale. Chez le chat, le lapin et le chien nouveau-nés, toutes ces cellules semblent avoir déjà dépassé la phase germinale ; du moins, n'est-il plus possible à ce moment d'observer des mitoses, à l'aide des méthodes de coloration nucléaire.

2° *Phase unipolaire.* — La cellule, reléguée au début dans le voisinage de la limitante externe, s'étire et par là donne naissance à un long pédicule, au bout duquel se trouve appendu le corps cellulaire, qui descend ainsi plus ou moins bas suivant la place qu'il doit occuper à l'âge adulte. Ce corps a la forme d'un ellipsoïde, dont le grand axe est vertical ; parfois il est déformé par la pression des éléments voisins. Le pédicule, ou expansion unique, se porte vers la périphérie, et atteint toujours la limitante externe avec laquelle il paraît avoir des rapports étroits ; il est d'une grande gracilité et son trajet est quelque peu sinueux. Les cônes et les bâtonnets présentent les mêmes aspects, occupent les mêmes positions ; leur seule différence, ainsi que nous l'avons dit, gît dans le plus grand volume de la masse protoplasmique du corps des cônes embryonnaires.

La région d'habitat des cellules visuelles n'est pas restreinte au voisinage de la couche limitante externe ; elle s'étend jusqu'aux approches de la zone plexiforme interne (fig. 1, *k*, pl. XII). Aussi est-il impossible de distinguer les deux couches des grains. En réalité, de la zone plexiforme interne à la limitante externe, on ne peut observer, à cette période, qu'une agglomération extrêmement dense des grains, d'où se révéleront plus tard, outre les corps des fibres de Müller et ceux des cellules visuelles, les corpuscules horizontaux et bipolaires non encore différenciés.

3° *Phase bipolaire.* — De l'extrémité inférieure du grain de cône ou de bâtonnet émerge une expansion descendante, très fine, terminée souvent par un granule ténu, ou par une dilatation membraneuse, irrégulière et de couleur franchement claire. La terminaison de ce

prolongement ne se fait pas à la même hauteur. Parfois il est très court et s'arrête bien avant le point qu'il occupera plus tard, c'est-à-dire la zone plexiforme externe ; d'autres fois il semble d'une longueur démesurée, car il s'étend jusqu'au voisinage des spongioblastes.

4° *Phase adulte.* — On étudie facilement les passages des formes décrites plus haut à l'état presque définitif, en observant les rétines de chats et chiens à partir du quatrième jour, et en portant plus spécialement son examen sur les régions voisines du nerf optique, où l'évolution est plus rapide et plus avancée.

Les grains externes, qui, par leur corps ou leur expansion inférieure, avaient dépassé la ligne de la zone plexiforme externe, se retirent et s'amassent en dehors de cette ligne; en même temps commence à se dessiner une zone finement granuleuse, irrégulière et comme onduleuse, au début, dans laquelle les cellules bipolaires unissent leurs prolongements ascendants (fig. 2, pl. XII). Les filaments descendants des cônes et des bâtonnets conservent encore la même ténuité, mais ils ne s'achèvent pas de même manière. Celui du bâtonnet se termine par un fin granule, tandis que celui du cône a pour extrémité un épaississement conique encore dépourvu d'appendices basilaires. Ces appendices constituent une formation très tardive, car nous n'avons pu les voir dans les rétines de chats âgés même de dix ou onze jours.

Un détail appartenant à l'époque embryonnaire des cônes se retrouve encore dans les rétines d'animaux âgés de huit et dix jours. Les corps de ces cônes, au lieu de confiner à la membrane limitante, comme cela a lieu pour les rétines adultes, sont disséminés dans toute la moitié externe de la zone des grains. Plus tard, l'expansion descendante des cônes se raccourcira et s'épaissira (peut-être l'épaississement est-il l'effet du raccourcissement), et le noyau occupera d'une façon progressive sa position définitive.

Deux conclusions d'une certaine importance peuvent se déduire des observations précédentes :

1° Les cônes et les bâtonnets sont des cellules spéciales, différentes des cellules nerveuses et névrogliques, puisqu'elles offrent un mode évolutif particulier. Certes, comme quelques cellules nerveuses, elles passent par une phase monopolaire; mais, au contraire de ce qui survient avec les neuroblastes de His, c'est l'expansion cellulifuge et non la cellulipète qui se forme tout d'abord dans les cellules visuelles.

2° Les cônes et les bâtonnets, qui, à l'époque adulte, ont de si

grandes similitudes quant à leur morphologie et leurs connexions, subissent pendant leur évolution des changements semblables aussi. Il en résulte qu'au point de vue histogénétique on pourrait considérer le cône comme un bâtonnet de développement poussé plus loin et chez lequel la morphologie de l'expansion descendante se serait compliquée par addition d'un panache de filaments basilaires.

Dans les cônes et les bâtonnets la première phase ou stade unipolaire, avec une seule expansion ascendante ou cellulipète, n'est que transitoire. Il n'en est pas de même pour d'autres cellules neuro-épithéliales, par exemple, pour les corpuscules ciliés de l'organe de Corti, des crêtes et des taches acoustiques. Là, ce stade persiste à l'état définitif. Comme dans les corpuscules de l'organe auditif il n'existe point d'expansion descendante ou cellulifuge, c'est le corps protoplasmique lui-même de ces éléments qui paraît se mettre en relation avec les arborisations nerveuses terminales d'un neurone sensoriel du second ordre. A ce point de vue, il serait intéressant de déterminer quel est le mode évolutif des cellules bipolaires olfactives et surtout des cellules situées dans les boutons gustatifs. Ces dernières, plus que vraisemblablement, doivent être identifiées, quant à la morphologie, avec les cônes et les bâtonnets; elles doivent aussi, comme ces éléments, passer par la phase unipolaire, pendant laquelle elles présenteraient un corps central et une expansion périphérique.

Si nos inductions se confirmaient, nous posséderions *dans l'antériorité du développement de l'expansion cellulipète un critérium sûr pour établir une distinction entre les cellules neuro-épithéliales sensorielles et les cellules nerveuses centrales.*

Il s'en suivrait qu'on pourrait admettre dans le système nerveux trois classes de cellules aptes à transmettre les courants nerveux :

1° Celles qui engendrent en premier lieu leur expansion cellulipète (cônes et bâtonnets, cellules gustatives, etc.);

2° Celles qui commencent leur développement par l'émission de l'expansion cellulifuge (l'immense majorité des cellules multipolaires des centres);

3° Celles qui semblent former, en même temps, l'expansion cellulipète et cellulifuge (cellules bipolaires de la rétine, du ganglion de Corti, sensitives, etc.)

Il y aurait une exception à faire pour les grains du cervelet, qui,

tous en étant des cellules multipolaires centrales, ne passent pas par la phase neuroblastique de His, mais par la bipolarité primitive des cellules sensitives, comme l'ont démontré nos travaux[1] et les recherches de Lugaro[2], Schaper[3] et Calleja[4]. Mais le mode évolutif des grains cérébelleux nous semble pouvoir être ramené au type évolutif du second groupe, c'est-à-dire à celui des cellules centrales qui presque toutes débutent leur évolution par la production du prolongement cellulifuge; pour cela il suffit d'ajouter que l'expansion cellulifuge engendrée la première, au lieu d'être simple, unique, comme dans le plus grand nombre des cellules centrales, se montre dédoublée en deux expansions nerveuses; en d'autres termes, dans les grains cérébelleux, l'évolution, au lieu de commencer par la tige du cylindre-axe, débute par les branches terminales, et c'est seulement plus tard que la tige cylindraxile se développe, portant à son extrémité les branches terminales formées antérieurement.

B. Développement des cellules horizontales. — Tous mes efforts pour surprendre la phase neuroblastique de ces cellules sont restés vains, car elles ne se colorent par le chromate d'argent que dans la rétine de mammifères nouveau-nés, c'est-à-dire à une époque où cylindre-axe et prolongements protoplasmiques se montrent suffisamment développés, tout en conservant encore un caractère nettement embryonnaire (fig. 3, 4, 5, pl. XII). Deux motifs rendent l'étude des phases de croissance de ces éléments tout à fait intéressante :

1° Parce qu'il s'agit de voir si, dans ces phases évolutives précoces, il est possible de déceler ces anastomoses dont font mention certains auteurs;

2° Parce qu'il s'agit de vérifier si, comme l'avance Dogiel, certaines cellules horizontales émettent un cylindre-axe qui, après un parcours horizontal plus ou moins long, descend pour former une partie des fibres du nerf optique. Une telle vérification pourrait se faire, dans les cas des rétines embryonnaires, grâce à la brièveté des distances et à l'aptitude plus grande du chromate d'argent à imprégner les cylindres-axes.

1. Cajal, Les nouvelles idées sur la structure du système nerveux, Paris, 1894.
2. Lugaro, Ueber die Histogenese der Körner der Kleinhirnrinde, *Anat. Anzeiger*, n° 13, 1895.
3. Schaper, Einige kritische Bemerkungen zu Lugaro's Aufsatz, etc., *Anat. Anzeiger*, n° 13, 1895.
4. Calleja, Histogenesis de los centros nerviosos, *thèse de Doctorat*, 1896.

Les imprégnations opérées chez les animaux nouveau-nés indiquent de suite l'existence de deux espèces de cellules :

1° Des cellules horizontales à cylindre-axe fin (elles correspondent probablement à nos cellules horizontales externes);

2° Des cellules horizontales à cylindre-axe épais (elles répondent certainement à nos cellules horizontales géantes ou internes).

1°. — *Cellules horizontales externes* (fig. 4, 6, 8, pl. XII). Chez le chat nouveau-né, chez qui nous les avons trouvées colorées le plus fréquemment, elles se montrent sous l'aspect multipolaire, avec des expansions protoplasmiques courtes, grossières, et fortement variqueuses. Un grand nombre de ces expansions sont ascendantes et se ramifient entre les grains externes embryonnaires, où elles se terminent par une varicosité épaisse, parfois de forme triangulaire (fig. 4, *a*, pl. I). Plus ces cellules sont embryonnaires moins elles sont aplaties et plus leurs expansions protoplasmiques sont longues, volumineuses et irrégulières. Au fur et à mesure de l'évolution, le corps s'aplatit, les expansions protoplasmiques s'amincissent, et perdent leurs grosses varicosités terminales; celles de ces expansions qui atteignaient de grandes hauteurs se rétractent, et on les voit toutes limiter leur distribution à une zone plus étroite de la couche plexiforme externe.

Quant aux corpuscules plus embryonnaires de cette espèce, tels que ceux reproduits dans la planche XII, fig. 3 et fig. 1 *l*, il était difficile de décider à quelle variété ils appartenaient; étaient-ce des cellules horizontales externes ou des cellules horizontales internes géantes? Pourtant, en considérant leur volume il semble plus vraisemblable de les placer parmi les externes. Quoi qu'il en soit, ces éléments se font remarquer d'abord par une absence totale d'aplatissement (ainsi qu'on peut le voir dans la figure 3 où le cylindre-axe est plus ou moins parallèle aux fibres de Müller), puis par l'existence de nombreuses expansions courtes, grossières, émises dans toutes les directions, et parmi lesquelles on en note parfois une, épaisse, plus ou moins ascendante, terminée par une grosse varicosité. Cette expansion représenterait-elle, par hasard, le cylindre-axe encore pourvu de son cône d'accroissement?

A cette question, point de réponse catégorique encore; le peu de cellules de ce genre que nous ayons rencontrées dans nos préparations ne nous le permet pas.

Dans les cellules plus évoluées, comme celles représentées dans

les figures 6 et 7, l'expansion fonctionnelle est longue, fine, flexueuse : elle présente de distance en distance des varicosités au niveau desquelles, de temps à autre, naît une collatérale courte à renflement terminal. Aux environs de la terminaison du cylindre-axe, on voit, dans quelques cas, s'effectuer une bifurcation, et alors les deux branches décrivent leurs sinuosités dans deux plans différents de la zone plexiforme externe (fig. 6). D'ailleurs les grandes sinuosités du trajet de l'expansion nerveuse, dépendent peut-être de ce fait que la couche plexiforme externe n'étant pas encore complètement constituée, cette expansion se trouve obligée de contourner, pendant son accroissement et allongement horizontal, les divers éléments encore situés dans cette couche.

2° — *Cellules horizontales internes*. — Elles se distinguent des précédentes par leur volume un peu plus fort, et par leurs expansions protoplasmiques plus nombreuses et pour la plupart ascendantes. Dans la cellule reproduite à la figure 5 (pl. XII) le cylindre-axe, qui procédait d'un prolongement protoplasmique, était très flexueux et se terminait par un épaississement, vestige, peut-être, du cône de croissance de la phase neuroblastique. Dans une autre cellule, cette expansion était beaucoup plus grosse (fig. 9, pl. XII) et fournissait plusieurs collatérales encore courtes, terminées par un granule ; il se résolvait après un court trajet en un certain nombre de rameaux peu étendus, grossiers, fortement variqueux, sorte de passage et d'aspect intermédiaire entre le cône de croissance et l'arborisation nerveuse embryonnaire.

Si au lieu de la rétine du chat nouveau-né nous examinons celle du chat de 8 jours (fig. 11, pl. XII) nous voyons alors la cellule horizontale interne dans sa forme presque définitive. Le corps cellulaire s'est fortement aminci, les prolongements protoplasmiques se sont rétractés et sont descendus ; ils se sont alignés, le long de la zone plexiforme externe, et se terminent par des varicosités entre les pieds des bâtonnets ; enfin le cylindre-axe a acquis une telle longueur qu'il est déjà presque impossible de suivre, dans une même coupe à plat, la cellule d'origine et l'arborisation nerveuse terminale. Celle-ci conserve, en partie encore, comme on peut s'en rendre compte d'après la figure 10, un aspect quelque peu embryonnaire. Les branches s'étendent et se divisent beaucoup moins qu'à l'état adulte, et en outre elles présentent tant au niveau de leurs extrémités libres que de leurs bifurcations de volumineuses varicosités.

Quelques-uns des ramuscules les plus déliés commencent déjà à se disposer dans le sens vertical et se terminent par des nodosités entre les pieds des bâtonnets. Quand le chat atteint 10 jours, cette arborisation terminale du cylindre-axe de la cellule horizontale interne diffère très peu de la forme adulte.

Quant au trajet descendant du cylindre-axe de cette espèce de cellule, grâce auquel il se réunirait aux fibres du nerf optique, jamais, dans aucun cas, contrairement au dire de Dogiel[1] qui a décrit ce trajet dans la rétine humaine, nous ne l'avons pu observer. Nous pouvons donc maintenir notre opinion, et pour nous, toutes, ou, pour le moins, l'immense majorité des cellules horizontales, ne représentent que des cellules à cylindre-axe court, ramifiées dans la zone plexiforme externe même. Dans nos nouvelles recherches opérées chez les oiseaux et les mammifères, la méthode d'Ehrlich avec fixation par le molybdate d'ammoniaque comme le conseille Bethe, est venu appuyer les résultats de la méthode de Golgi sur ce point. En outre, Kallius lui-même, qui a récemment travaillé avec les deux méthodes, est arrivé au même avis, et a confirmé pleinement nos descriptions[2].

C. Cellules bipolaires. — Nous n'avons eu aucun succès dans nos tentatives d'imprégnation de ces cellules chez les fœtus de rats et de lapins; aussi, nous est-il impossible de déterminer les phases primordiales parcourues par ces éléments et vérifier si, comme cela semble très vraisemblable *a priori*, d'après ce que nous savons de l'évolution des autres corpuscules sensitifs bipolaires, les deux expansions ascendante et descendante se produisent simultanément.

C'est seulement après la naissance que s'imprègnent les cellules bipolaires des mammifères. Chez le chat et le chien, on obtient l'imprégnation de ces éléments, avec une fréquence relative, à partir du 4e jour, mais surtout dans les régions d'évolution plus active de la rétine, c'est-à-dire au voisinage du nerf optique.

Il se pourrait, pourtant, que ces cellules se colorassent déjà bien antérieurement à cette époque, mais que leur grande ressemblance

1. Dogiel a peut-être rectifié son erreur, imputable, comme plusieurs autres commises par ce savant, à la difficulté de l'interprétation des images dues au bleu d'Ehrlich; car, non seulement il ne mentionne pas ces cellules à cylindre-axe long dans ses dernières monographies, mais encore on trouve dans son travail intitulé : *Die Retina der Vögel* (Arch. f. mikrosk. Anat., Bd 44, 1895) un passage où il semble admettre l'existence de nos arborisations nerveuses de la couche plexiforme externe.

2. Kallius, *Untersuchungen über die Netzhaut der Saügetiere*, etc. Gœttingen, 1894.

morphologique avec d'autres éléments en rendît la distinction sinon impossible, du moins ardue. A titre de simple conjecture, nous hasardons-nous aussi à dire, que les cellules bipolaires sont représentées, avant l'apparition de la couche plexiforme externe, par certaines cellules à deux pôles, d'où émane une fine et longue expansion. Le filament ascendant monte jusqu'à la limitante, tandis que le descendant va jusqu'à la zone plexiforme interne où il paraît avoir une varicosité comme terminaison (fig. 1, *m*, pl. XII). Ces cellules se distinguent des épithéliales par la grande délicatesse de leurs prolongements polaires et l'étendue moindre de rétine qu'ils couvrent, puisqu'ils ne joignent pas, comme les fibres de Müller, les deux faces de cette membrane. Si cette hypothèse trouvait confirmation, les cellules bipolaires des mammifères posséderaient elles aussi, à la période embryonnaire, une expansion ascendante, longue, véritable massue de Landolt, qui disparaîtrait plus tard, et cette disposition de caractère transitoire chez les mammifères se trouverait être alors la reproduction d'une disposition qui est permanente chez les vertébrés inférieurs. Chez les oiseaux, en effet, chez qui on peut mieux suivre l'évolution des cellules bipolaires, la massue de Landolt représente, à l'origine, toute l'expansion de la cellule bipolaire; quant au panache destiné à la plexiforme externe il n'apparaît que tardivement.

Ainsi que nous l'avons dit plus haut, les cellules bipolaires s'imprègnent bien et se montrent en un stade de développement assez avancé dans la rétine du chat et du chien de 5 à 6 jours. D'après la figure 13 de la planche XII, on voit que le chromate d'argent dénonce très nettement deux sortes de bipolaires (les unes pour cône et les autres pour bâtonnets), distinctes entre elles par des caractères différentiels extrêmement accusés, peut-être même plus accusés qu'à l'état adulte.

Les cellules bipolaires pour cônes (fig. 13, *b*, pl. XII) sont courtes; elles s'étendent de la zone plexiforme externe à la zone interne du même nom. Le corps est oblong et permet de voir un noyau de couleur brune; l'expansion ascendante est unique et se ramifie dans l'épaisseur de la couche plexiforme externe, où elle forme un panache aplati; les ramuscules de ce panache n'ont point de tendance à s'élever jusqu'à la zone des grains externes. L'expansion descendante, s'arborise dans la zone plexiforme interne, à différentes hauteurs. Son arborisation est plus ou moins abondante selon le

degré évolutif atteint par la cellule. Dans certains éléments, elle est constituée simplement par deux ramuscules courts pourvus d'un petit grain terminal (fig. 13, *b*, pl. XII) ; dans d'autres, elle est plus compliquée et montre un commencement d'aplatissement.

Les bipolaires pour bâtonnets sont en général un peu plus volumineuses et notablement plus longues (fig. 13, *a*, pl. XII). L'expansion ascendante est épaisse, son contour est irrégulier. A son arrivée dans la zone plexiforme externe elle se décompose en deux, trois fibrilles, ou davantage, ascendantes, extrêmement variqueuses, et de longueur différente. Quelques-unes d'entre elles montent entre les pieds des bâtonnets et se terminent par une sphérule. Au point de départ de ces fibrilles ascendantes, la tige de l'expansion primaire présente souvent un gros amas de protoplasma.

L'expansion descendante est tout à fait caractéristique. De même que chez l'adulte, elle est un peu plus épaisse que son homologue des bipolaires pour cônes. Elle se termine, après avoir traversé toute la couche plexiforme, par un pied massif peu ramifié, soit sur le corps d'une cellule ganglionnaire, soit sur l'origine d'une des grosses branches protoplasmiques de ces cellules. — Dans quelques bipolaires pour bâtonnets nous avons vu l'expansion descendante fournir quelques épines massives au niveau de la partie inférieure de la plexiforme interne; chez d'autres nous avons observé une bifurcation du pied.

D'après cet exposé, on voit que l'étude de la rétine embryonnaire confirme totalement la découverte que nous avons faite des deux variétés de cellules bipolaires; et il est à remarquer qu'entre ces deux variétés il n'existe absolument aucune forme de transition; observons aussi que, du panache supérieur des bipolaires, il ne provient aucune fibre ascendante qu'on puisse regarder comme étant cette massue de Landolt, mentionnée par Dogiel dans la rétine humaine. Et d'ailleurs Kallius n'est pas plus que nous parvenu à découvrir cette massue chez les mammifères, malgré l'emploi préféré du bleu de méthylène. Par contre il a pu reconnaître, à l'évidence, les deux variétés de bipolaires que nous avions décrites. Mais ce qui nous paraît un fait décisif, c'est l'absence de massues dans la rétine embryonnaire des mammifères, car, si elles existaient, elles devraient se teindre avec une grande constance, comme cela survient dans la rétine embryonnaire du poulet, où ces expansions se colorent mieux que les autres parties de la bipolaire.

D. Cellules ganglionnaires. — Elles sont les premières à se différencier, comme l'ont fait remarquer un grand nombre d'auteurs. Aussi, est-ce à cette hâtivité de développement qu'est due, même à une époque relativement précoce, la forme de la zone plexiforme interne et de la zone des fibres du nerf optique.

Cette maturité plus rapide explique encore que ces cellules sont les éléments les plus faciles à colorer dans les rétines embryonnaires. Ainsi, dans des centaines de coupes de rétine de chat et chien nouveau-nés, l'imprégnation que nous avons obtenue a été presque exclusivement celle de ces éléments et des fibres de Müller. Et cette particularité se confirme quand, suivant nos récents essais, on colore la rétine par le bleu de méthylène. Ce sont les cellules ganglionnaires qui se teignent tout d'abord, et qu'on obtient déjà chez le chien et chat nouveau-nés. Le type géant est celui de tous les types de cellules ganglionnaires qui, dans les rétines de chats nouveau-nés, évolue avec le plus de rapidité et qui prend la couleur avec le plus d'élection (fig. 1, *i*, pl. XII). Les expansions de ces ganglionnaires géantes, au nombre de deux ou plus, sont épaisses; elles se dirigent latéralement, en divergeant, et pénètrent aussitôt dans la zone plexiforme interne dont l'épaisseur entière est tissée de leurs ramifications. Les branches qui engendrent le plexus auquel les panaches des amacrines prennent aussi part, sont très longues, ont un trajet plus ou moins horizontal et semblent se terminer librement, après des subdivisions répétées. Dans les imprégnations complètes, et dans les coupes horizontales obtenues facilement sur les rétines transformées en bloc massif par l'enroulement, le plexus de la zone plexiforme interne est si compliqué et si touffu qu'il est impossible de déterminer la distribution des appendices protoplasmiques de chaque cellule.

L'apparition des étages ou couches parallèles de la zone plexiforme interne est un phénomène tardif; elle se produit chez le chat, du huitième au dixième jour, et au moment où on commence à observer des cellules ganglionnaires du type petit et les amacrines de tailles distinctes et d'étages différents. A côté des cellules ganglionnaires, qui dirigent leur expansion fonctionnelle à la couche des fibres du nerf optique, dans la zone même dont elles sont les légitimes habitants, on voit encore d'autres éléments dans lesquels on ne découvre jamais trace d'expansion fonctionnelle, et qu'on pourrait dénommer,

eu égard à leurs propriétés et positions, *cellules amacrines inférieures ou déplacées* (pl. XII, fig 1, *j*).

E. Cellules épithéliales. — Nous ne pouvons ajouter rien d'essentiel à l'étude que nous avons faite de ces éléments dans le travail précédemment cité. D'après nos nouvelles recherches, il se confirme que les expansions latérales soit lamelleuses, soit filiformes, émises par les cellules épithéliales de Müller, pendant leur parcours à travers les diverses couches de la rétine, ne sont pas antérieures mais bien postérieures à la différenciation morphologique des corpuscules nerveux. Ainsi, par exemple, en examinant la rétine du chat nouveau-né (pl. XII, fig. 1) on reconnaît qu'un grand nombre de cellules ganglionnaires, de spongioblastes et de bâtonnets se trouvent différenciés et disposés en zones spéciales, alors que c'est à peine si, dans les contours des cellules épithéliales, on note quelque indice d'apparition des appendices qui s'interposeront entre les éléments nerveux. Cela semble faire croire que l'épithélium ne dirige pas nécessairement le développement des cellules nerveuses, comme His veut le défendre. Au contraire, c'est lui dont le développement est subordonné et qui émet, après coup, des expansions destinées à remplir les vides.

Ajoutons encore un détail d'une certaine importance. Lorsqu'on examine les cellules épithéliales d'une rétine suffisamment embryonnaire, comme, par exemple, celle du chat nouveau-né, on observe deux sortes de cellules épithéliales : 1° les unes, les plus nombreuses, possèdent un seul noyau gisant à des plans différents de l'épaisseur de la rétine, mais de préférence dans les régions moyennes; 2° et les autres, peu abondantes, volumineuses d'ordinaire, ont un noyau considérable, accolé tout contre la membrane limitante externe. Eh bien! le noyau de cette seconde espèce de cellule épithéliale est fréquemment double (pl. XII, fig. 1, *a*), et les deux noyaux se montrent orientés, tantôt en chapelet, l'un derrière l'autre, suivant la longueur de la fibre de Müller comme le dessin en *a* en fait foi, tantôt côte à côte selon l'épaisseur de l'extrémité externe de la fibre de Müller, qui est ainsi très élargie (pl. XII, fig. 1, *a*[1]). Il faut considérer ces fibres à double noyau, comme des cellules embryonnaires en voie de prolifération. C'est sans doute à elles qu'il faut attribuer l'augmentation du nombre des cellules épithéliales, parallèle au développement de la rétine.

II

De certains corpuscules spéciaux de la rétine des oiseaux. (Spongioblastes d'association)

Nos récentes études sur la rétine des passereaux, animaux en qui cet organe semble avoir atteint le summum de la perfection, nous ont donné l'occasion de découvrir un élément singulier, en tout point comparable aux cellules de Golgi ou à cylindre-axe court. Pour abréger, nous les appellerons *spongioblastes horizontaux*; cela ne laisse rien préjuger de leur physiologie. Il ne nous est pas possible de mieux faire que de copier textuellement la communication que nous avons faite sur ce sujet à la Société espagnole d'histoire naturelle, dans la session de juillet 1895[1]. Mais, pour rendre notre description plus concrète, nous donnerons quelques dessins (pl. XIII, fig. 14, *a*, *b*, *c*,) et quelques nouveaux détails.

Il s'agit là de corpuscules volumineux, piriformes, logeant dans la couche des spongioblastes, et d'ordinaire dans la partie la plus externe. Ils possèdent une seule expansion, puissante, de direction descendante, qui lorsqu'elle aborde la zone sous-jacente se décompose en un bouquet de branches courtes, massives et sensiblement variqueuses. Ce bouquet, qui jamais ne descend au delà du premier étage de la couche plexiforme interne, est parfois si rudimentaire, qu'il se réduit à deux excroissances, ou davantage, de la partie terminale de la tige (pl. XIII, fig. 14).

En outre de ces branchilles, qu'on pourrait considérer comme des prolongements protoplasmiques atrophiés, ces éléments possèdent une expansion robuste, de très grande longueur, et qu'il est permis d'assimiler, à cause de ses propriétés, à un cylindre-axe.

Cette expansion nerveuse émerge d'un côté du bouquet protoplasmique, et parfois, vu sa grosseur, fait croire qu'il s'agit simplement d'une inflexion de la tige descendante. Elle se coude brusquement pour devenir horizontale, et parcourt en la longeant la limite externe de la couche plexiforme externe, c'est-à-dire le premier étage de cette couche; puis elle se résout, à sa terminaison, en une riche et élégante arborisation, dont les ramuscules sont si voi-

1. Cajal, Sobre unos corpusculos especiales de la retina de las aves, *Sesion del 3 de julio 1895*. — *Actos de la Sociedad española de Historia natural*, t. IV.

sins et l'aspect si variqueux, qu'au premier abord on les prendrait pour des dépôts de chromate d'argent.

L'examen de cette arborisation sur des coupes de rétine vue à plat avec de forts grossissements, met en pleine évidence sa forme et ses dimensions. On voit qu'elle embrasse un espace assez étendu de la zone plexiforme, et que les petits espaces libres qu'elle laisse logent les tiges descendantes des spongioblastes ou cellules amacrines vulgaires. Ces mêmes coupes tangentielles ou horizontales prouvent que ces longues expansions vont dans tous les sens, parcourant des distances énormes, mais elles finissent toujours par envoyer leur arborisation terminale au premier étage, ou étage le plus externe de la zone plexiforme.

Pour ce qui est de l'abondance de ces fibres, plusieurs préparations heureuses nous permettent d'assurer qu'elle est très grande. Ajoutons qu'elles sont d'épaisseur variable, ce qui tiendrait peut-être au volume différent des cellules d'origine; que leurs arborisations terminales, aplaties, engendrent un plexus variqueux et continu, situé dans l'épaisseur de l'étage le plus périphérique de la couche plexiforme externe, et qu'il n'est pas rare d'observer dans ces fibres des changements de directions, même à angle droit, près de leur origine ou avant leur arborisation.

Quelle signification peuvent avoir des éléments si singuliers? Si on a égard à leur morphologie et à leur situation, on aurait des motifs de les identifier avec des spongioblastes. Mais l'existence d'une expansion plus longue, quoique aussi épaisse que les autres, qui se résout en une arborisation variqueuse, particulière, et en outre la brièveté et l'aspect rudimentaire du bouquet protoplasmique, donnent à ces éléments un cachet spécial qui nous oblige à faire d'eux une catégorie distincte de cellules rétiniennes. On ne peut nier, néanmoins, que ces éléments, par leur longue expansion, se rapprochent des cellules horizontales de la zone plexiforme externe, chez qui nous avons aussi démontré (Dogiel et Kallius l'ont confirmé) la présence d'un long cylindre-axe horizontal terminé par une arborisation aplatie.

Quant à leur signification fonctionnelle on peut conjecturer que leur but est d'associer pour une action commune des spongioblastes placés à de grandes distances. Un fait parle en faveur de cette hypothèse, c'est que les arborisations terminales des cylindres-axes de ces éléments s'étendent exclusivement dans la portion la plus

externe de la zone plexiforme interne, région où forcément elles doivent se mettre en contact avec les tiges descendantes d'un grand nombre de spongioblastes bien avant le point où ils fournissent leur panache terminal.

Nous devons enfin affirmer que ces cellules ne sont point exclusives aux oiseaux, et qu'on les trouve aussi chez d'autres vertébrés. Il y a déjà longtemps, nous avons pu observer chez les reptiles et les mammifères certaines arborisations aplaties et granuleuses situées dans la partie externe de la couche moléculaire externe. mais n'étant jamais arrivé à teindre leur cellule d'origine, nous avions considéré ces ramifications comme des terminaisons particulières du panache protoplasmique des corpuscules de la couche ganglionnaire.

Dans nos premières préparations de la rétine des oiseaux, le corps de ces cellules se montrait parfois bien coloré, mais l'aspect étrange de leurs appendices nous induisait toujours à penser qu'il s'agissait de spongioblastes vulgaires, imprégnés d'une façon incomplète. C'est seulement lorsque, dans des préparations irréprochables, nous vîmes imprégnées, sans le moindre dépôt irrégulier, ces cellules et leur longue expansion nerveuse, c'est seulement alors, que nous surprîmes la véritable signification de ces corpuscules.

Récemment, nous les avons aussi imprégnés chez le poulet et le pigeon. Mais, très souvent, le long cylindre-axe horizontal et son arborisation libre, moins touffue et plus étendue chez ces animaux que chez les passereaux, sont seuls à se colorer (pl. XIII, fig. 16.).

Cette expansion fonctionnelle horizontale est, dans certains cas, tellement longue, que parfois nous avons pu la suivre sur un espace de plus de 1 millimètre, sans que, pendant tout ce trajet, elle émît une seule collatérale.

Dans son trajet, la fibre se porte tantôt dans l'un, tantôt dans l'autre des plans de la portion la plus externe de la couche plexiforme, quelquefois à la limite même de cette couche, mais son arborisation terminale aplatie siège constamment dans l'épaisseur de la zone moléculaire interne, au-dessus du second étage. Dans les figures 14 et 16 de la planche XIII, l'arborisation se voit très nettement, grâce à l'obliquité des coupes. Dans les coupes rigoureusement perpendiculaires, il est en effet impossible de les étudier, car elles ne se présentent que comme un trait horizontal fortement granuleux.

Ces cylindres-axes et leur arborisation se colorent aussi par la méthode d'Ehrlich, mais très rarement. Ainsi, dans la figure 35 de la planche XV, nous représentons une coupe de la couche plexiforme interne du poulet, dont la portion la plus externe montre en *e* une masse granuleuse, dense, en continuité avec une longue fibre horizontale. Nous n'avons pu établir la jonction de cette fibre avec la cellule d'origine, sans doute à cause de l'éloignement considérable de cette dernière. D'ailleurs, méthode de Golgi et méthode d'Ehrlich sont d'une unanimité parfaite pour ce qui a trait à ces cylindres-axes.

Quant aux cellules d'origine ou spongioblastes, le bleu de méthylène les colore d'une façon peu complète (fig. 26 et 31, pl. XIV). Pourtant il nous a été donné d'observer chez le pigeon que ces cellules ont un corps allongé, piriforme, et que, de leur extrémité inférieure à la lisière de la couche plexiforme interne, poussaient un ou deux appendices très courts, verruqueux, de couleur claire, se terminant dans la couche plexiforme même, mais tout près de son bord externe. Du cylindre-axe, nous n'avons pu colorer que le point de départ; sa pâleur, lorsque le corps cellulaire se teint intensément, empêche de le poursuivre.

Grâce à la méthode d'Ehrlich, on peut encore observer deux faits importants :

1° Les spongioblastes d'association, ou horizontaux, sont très nombreux, quoique ne constituant pas une file continue.

2° Très probablement, c'est autour d'eux que se ramifient les arborisations nerveuses des fibres centrifuges que nous avions signalées dans la rétine des oiseaux. Dans le prochain chapitre nous insisterons sur ce point.

Dogiel, dans un travail récent [1], décrit aussi, dans la couche des spongioblastes des oiseaux, des corpuscules nerveux, à cylindre-axe court se ramifiant au-dessus de la zone plexiforme interne. Mais ces corpuscules ne correspondent point à nos spongioblastes d'association. Au lieu d'être piriformes, ils seraient étoilés, et leurs longs dendrites se diviseraient et se subdiviseraient à maintes reprises dans la couche des cellules amacrines. Leur cylindre-axe très fin fournirait un grand nombre de collatérales et se terminerait au-dessus de la zone plexiforme interne par une arborisation diffuse de ramuscules longs et ténus.

1. Dogiel, Ein besonderer Typus von Nervenzellen, etc., *Anat. Anzeiger*, 1895.

Ces éléments, à cylindre-axe court, que décrit Dogiel, ne sont autre chose, suivant l'aveu même de cet auteur, que certaines cellules semi-lunaires, décrites et dessinées par nous dans notre travail d'ensemble sur la rétine, et plus particulièrement dans le chapitre réservé aux oiseaux [1].

Ces cellules, dans lesquelles nous avions distingué un type de petite taille et un type de grosse taille, se caractérisent par la longueur et la minceur de leurs expansions, qui, autre signe, se ramifient à la limite externe de la plexiforme interne (notre premier étage). Dogiel, dans sa description, ajoute seulement qu'elles possèdent un cylindre-axe horizontal; il aurait échappé à nos recherches.

Nos études nouvelles, portant sur la rétine du pigeon et du poulet, et faites à l'aide du bleu de méthylène, nous ont permis de bien observer ces cellules, sur les coupes à plat de la rétine (pl. XV, fig. 35, *c*); nous avons remarqué que si quelques-unes sont en effet étoilées, d'autres prennent la forme d'un fuseau offrant à son extrémité inférieure deux longues expansions polaires d'où partent à angle droit les autres prolongements de longueur énorme et de subdivisions répétées. Mais tous nos efforts sont restés inutiles pour retrouver le cylindre-axe dont parle Dogiel. Ce savant aurait-il pris une des longues et fines expansions dendritiques pour le cylindre-axe? Nous manquons de données suffisantes pour nous prononcer définitivement sur ce point.

Par contre, dans la rétine du chat âgé de quelques jours, nous avons rencontré, dans la zone des spongioblastes, une cellule horizontale, étalée, chez qui on notait une expansion plus fine, à ramification abondante. Si l'on pouvait considérer ce prolongement comme d'essence fonctionnelle, et le fait s'établira par de nouvelles préparations, on pourrait identifier cette cellule avec le type particulier étudié par Dogiel (pl. XII, fig. 12).

En outre des spongioblastes d'association, nous reproduisons, dans la figure 14 de la planche XIII, plusieurs autres cellules que nous avons récemment mises au jour dans la rétine des passereaux. Parmi elles, il y a à mentionner certaines amacrines bi- et tristratifiées, *l*, *m*, extrêmement abondantes chez le moineau, le verdier et même le poulet. En *n* nous avons dessiné un type très curieux de cellule que, jusqu'à présent, nous avons trouvée seulement chez les

[1] Cajal, La rétine des vertébrés, p. 189, et pl. IV, fig. 8.

reptiles et chez le poulet et le pigeon. C'est une cellule amacrine, de taille gigantesque, unistratifiée, présentant de très longues expansions horizontales, qui, épaisses au début, deviennent rapidement fines et prennent l'aspect cylindraxile. La longueur de ces expansions est telle que jamais nous n'avons pu en découvrir la terminaison.

Dans la même figure, en *h*, nous représentons quelques cylindres-axes qui vraisemblablement proviennent de cellules horizontales, *i*, correspondant chez les passereaux aux cellules horizontales grosses ou internes des mammifères. Leur arborisation nerveuse terminale est plate; elle constitue une sorte de plaque à ramuscules brefs, qui montent entre les pieds des cônes et des bâtonnets. Le cylindre-axe, qui donne cette arborisation, marche horizontalement au-dessous de la plexiforme externe sans fournir de collatérales; comme nous le disions, il émane probablement des cellules horizontales dont nous donnons un spécimen en *i*.

Les cellules horizontales aplaties, et munies d'expansions protoplasmiques longues (nos cellules horizontales externes des mammifères) existent aussi chez les oiseaux, et nous avons pu les colorer par le bleu d'Ehrlich, sans parvenir pourtant à y découvrir l'expansion fonctionnelle.

Quoi qu'il en soit, l'existence chez les oiseaux aussi de deux types de cellules horizontales est indubitable :

1° Un type aplati, à expansions protoplasmiques courtes, ascendantes (pl. XIII, fig. 14, *i*) et à cylindre-axe long, indivis pendant son trajet, et terminé par une arborisation luxuriante et plate.

2° Un type de cellules plus petites, triangulaires ou étoilées, pourvues d'expansions protoplasmiques horizontales très longues, fines, et peut-être d'un cylindre-axe ayant les caractères de celui des cellules horizontales externes ou petites des mammifères.

III

Les fibres centrifuges de la rétine des oiseaux.

La rétine des oiseaux constitue pour l'étude des fibres centrifuges un des meilleurs matériaux. Par son moyen, on peut confronter les résultats des deux méthodes de Golgi et d'Ehrlich; car, si la méthode de Golgi fournit des imprégnations correctes de ces

fibres dans les petites rétines du pinson, du verdier, du moineau, etc., et à la rigueur dans les grandes rétines du poulet, par exemple, la méthode d'Ehrlich donne de très bons résultats dans les rétines de grande étendue du poulet, du pigeon, du canard, ainsi que l'a fait remarquer Dogiel, qui a, de préférence, travaillé sur le pigeon.

Ces fibres centrifuges de la rétine, dont l'existence a été admise par Monakow[1], par induction légitime d'expériences d'anatomie pathologique, qui ont été supposées par Martin[2], à titre d'interprétation probable de certains faits embryologiques, ont été anatomiquement démontrées par nous en 1888[3].

Dans nos premiers travaux, nous les avions décrites sous forme de fibres épaisses entremêlées à celles du nerf optique, puis se séparant de ces dernières pour traverser, dans une direction oblique ou perpendiculaire, la zone plexiforme interne, et se résoudre entre les spongioblastes en un petit nombre de branchilles courtes, terminées par une varicosité très volumineuse.

Nous admettions comme hypothèse probable, pour expliquer le rôle de ces fibres, que l'encéphale, par leur intermédiaire, pourrait exercer une action particulière sur les spongioblastes rétiniens.

Dans un travail sur la structure des cellules nerveuses et sur les propriétés et rapports de leurs cylindres-axes, Dogiel s'opposa énergiquement à admettre l'existence de fibres centrifuges dans la rétine. Il déclara que les fibres décrites par nous n'étaient que le cylindre-axe de certaines cellules nerveuses découvertes par lui, croyait-il, déjà en 1888, dans la zone des grains internes. Ces cellules, si particulières, émettaient, d'après Dogiel, des branches protoplasmiques qui, par leur convergence vers la zone plexiforme interne, engendreraient une expansion fonctionnelle (la fibre décrite par nous). Cette expansion, ce cylindre-axe passerait dans la couche des fibres optiques. De plus, chacun de ces cylindres-axes résulterait de la concurrence des prolongements protoplasmiques, non d'un spongioblaste seul, mais de plusieurs. C'était ressusciter l'hypothèse déjà abandonnée des réseaux protoplasmiques interstitiels de Gerlach, et répandre chez les savants la méfiance à l'égard

1. Monakow, *Archiv. f. Psychiatrie*, Bd XX.
2. Martin, *Zeitschrift f. vergleichende Augenheilkunde*, Bd VII.
3. Cajal, Estructura de la retina de las aves, *Revista trim. de Histologia norm. y pathol.*, n° 2, Agosto 1888.
Sur la morphologie et les connexions des éléments de la rétine des oiseaux. *Anat. Anzeiger*, n° 4, 1889.

des révélations de la méthode de Golgi, qui, elle, n'apprend et n'indique rien de pareil, ni dans la rétine ni dans les centres nerveux. D'après Dogiel, le chromate d'argent serait incapable, par suite de l'incomplet de ses imprégnations, de montrer les anastomoses entre l'arborisation de mes soi-disant fibres centrifuges et les expansions protoplasmiques de ses surprenants spongioblastes, et, dans l'indécision de la méthode la plus digne de confiance, du moins dans ce cas spécial, le savant russe opta pour le bleu de méthylène, sans d'autres motifs de son choix que la connaissance et la pratique plus grandes qu'il avait de cette méthode.

Je m'élevai, naturellement, et non sans quelque vivacité, contre cette assertion aventureuse de Dogiel, véritable saut en arrière dans notre évolution scientifique sur la structure du système nerveux. Dans une note de la traduction allemande[1] de mon livre : « La rétine des vertébrés », je critiquai la tendance de certains savants, de beaucoup de mérite d'ailleurs, à se confier, même dans les questions de grande importance, et à l'encontre des faits les mieux établis de la science, aux révélations fallacieuses d'une seule méthode, celle du bleu de méthylène.

Pour le cas particulier qui était en litige, nous faisions observer que, dans certaines conditions, le bleu de méthylène montre, comme le chromate d'argent, la terminaison absolument libre et la situation entre les cellules amacrines des arborisations variqueuses des fibres centrifuges. Nous ajoutions que ces arborisations donnent parfois naissance à de véritables nids terminaux analogues aux corbeilles terminales enveloppant les cellules de Purkinje du cervelet. Nous exposions encore qu'un fait nettement perceptible dans les préparations par le bleu d'Ehrlich militait contre l'opinion de Dogiel, celui de l'existence, dans quelques-unes des arborisations terminales de quelques branches épaisses, ascendantes, abandonnant le nid péricellulaire et se terminant constamment par une varicosité libre à la limite supérieure des spongioblastes. Enfin nous concluions en déclarant que l'erreur du savant russe était le résultat de la simultanéité, assez fréquente dans la rétine du pigeon, de la coloration du corps de la cellule amacrine enveloppée et de l'arborisation terminale enveloppante de la fibre centrifuge.

1. Cajal, Die Retina der Wirbeltiere, *Uebersetzung von Dr Richard Greef*, Wiesbaden, 1894.

Nous ignorons si Dogiel a eu connaissance de cette note de la traduction allemande. Nous avons des raisons de supposer que non. Mais, de toutes façons, les arguments précédents qui, spontanément sans doute, se sont imposés à Dogiel à la suite de ses recherches nouvelles et plus approfondies, ont dû exercer leur influence sur son esprit, puisque dans un travail postérieur sur la rétine des oiseaux nous le voyons avec satisfaction confesser entièrement son erreur et adhérer à notre opinion de l'existence de fibres contrifuges *arborisées autour* des cellules amacrines et *non anastomosées* avec elles.

Dans ce nouveau travail, Dogiel décrit, non une seule espèce de fibres centrifuges, mais deux : 1° l'une est celle que nous avons découverte; elle se caractérise par son indivision pendant son trajet à travers la zone plexiforme interne et par la production à son extrémité d'une arborisation disposée autour de certaines cellules amacrines; 2° l'autre espèce de fibres est celle qui serait le propre des recherches de Dogiel; elle serait souvent bifurquée pendant son ascension verticale, elle aurait des collatérales pendant sa marche horizontale, par-dessus la plexiforme interne, et se terminerait enfin par une arborisation nerveuse, plate, serrée et variqueuse, située au-dessous de la zone des cellules amacrines, entre cette zone et la moléculaire interne. Le nombre des fibres de cette sorte serait si grand qu'elles formeraient, au-dessus de la couche plexiforme interne, un plexus auquel Dogiel donne le nom de *plexus des fibres centrifuges*.

Le travail que nous venons de commenter marque chez le savant russe une évolution, un passage vers la doctrine du contact entre corps cellulaires et expansions nerveuses, doctrine que nous soutenons depuis nombre d'années avec d'autres auteurs connus. Pour la première fois, en effet, on voit apparaître sous la plume de Dogiel les expressions de *terminaison nerveuse péricellulaire*, de *terminaison libre par épaississement sur les cellules*, c'est-à-dire par contact. Nous nous félicitons de ce changement, indice peut-être d'un accord à brève échéance entre les doctrines adverses du réseau et du contact.

Un nouveau travail de ce chercheur, sur la rétine, paru en 1895 [1], accuse encore ce changement. Dogiel y affirme que ses fibres centri-

1. Dogiel, Ein besonderer Typus von Nervenzellen in der mittleren gangliosen Schicht der Vogelsretina, *Anat. Anzeiger*, n° 23, 1895.

fuges, celles de la seconde espèce, se ramifient autour des expansions protoplasmiques de certaines cellules spéciales, habitant entre les spongioblastes. En marchant dans cette direction, l'histologiste de Tomsk finira par ne plus savoir que faire des anastomoses intercellulaires, puisque la nature, Dogiel le confesse, emploie dans la rétine, pour la transmission des courants, une articulation ou connexion par contact entre un corps de cellule ou des expansions protoplasmiques, d'une part, et des arborisations nerveuses terminales d'autre part.

Si Dogiel, en ce qui concerne les fibres centrifuges, accepte ce qu'il y a de fondamental dans notre description, par contre il nous accuse de ne pas avoir coloré entièrement leurs arborisations terminales. En cela il ne tient pas compte du fait que chez les passereaux, où nous avons étudié ces fibres tout d'abord, leur ramification terminale est très pauvre comme on peut le voir en la figure 27 de la planche III, et non étendue, et riche comme chez le pigeon. Cette pauvreté de l'arborisation se montre aussi très nettement par la méthode d'Erlich, et l'on voit en même temps la similitude absolue des fibres centrifuges de la rétine du poulet et de celle des passereaux (fig. 34 et 35, pl. XIV). Il nous critique pour n'avoir pas décrit les nids péricellulaires, pour n'avoir mentionné que l'existence d'arborisations variqueuses libres, situées entre les cellules amacrines, et il ignore que cette disposition en corbeilles se trouve signalée, en toute netteté, dans notre note de la traduction allemande de notre livre sur la rétine, c'est-à-dire une année avant la description amplifiée et corrigée de l'histologiste russe. Il ajoute enfin que les arborisations terminales des fibres centrifuges, si elles ne contractent pas d'anastomoses avec des spongioblastes, en contractent entre elles. Ce fait, nous n'avons jamais pu le percevoir sur des préparations de Golgi, et nous n'avons pas pu davantage en confirmer la réalité sur de bonnes préparations au bleu de méthylène, malgré l'emploi de forts grossissements (voir les arborisations des figures 29, 30, 32 et 33, reproduites exactement comme on les voit à travers l'objectif 1,40, 2 millim. de Zeiss). Du reste, les figures mêmes du travail de Dogiel prouvent que le fait de l'anastomose n'est pas très évident, ou pour le moins qu'il est exceptionnel, car on y voit un grand nombre de ramuscules de l'arborisation se terminer librement. Nous ajouterons que nos préparations montrent les fibres centrifuges fortement colorées, qu'elles ont été fixées par

la méthode de Bethe [1], ce qui a permis de faire des coupes fines de rétine et de les monter dans le baume, et que nous les avons examinées avec les meilleurs objectifs, avantages qui ne se sont pas trouvés réunis pour les préparations peu transparentes, épaisses, utilisées par le savant russe (méthode ancienne de fixation par le picrate d'ammoniaque) dans ses anciennes recherches. D'ailleurs nos études récentes ont prouvé l'exactitude de notre première description et nous ont permis d'acquérir, particulièrement au moyen du bleu de méthylène, quelques détails que nous allons donner [2].

1. Bethe, Studien ueber das Centralnervensystem von Carcinus mænas, etc., *Arch. f. Mikr. Anat.*, Bd XLIV, 1895.

2. Il n'est pas superflu, croyons-nous, de relater ici la technique employée. Nous commençons par l'injection de 2 à 3 centimètres cubes d'une solution concentrée, à 1 0/0 de bleu de méthylène BB dans les carotides d'un poulet ou d'un pigeon; nous extrayons ensuite rapidement les globes oculaires, et, après section, plaçons les segments postérieurs, débarrassés de l'humeur vitrée, dans une chambre humide, la concavité contenant la rétine tournée en haut, de façon à ce que l'air baigne cette rétine, au maximum. Si l'injection a réussi la nuance doit montrer une teinte bleu clair. Au bout d'une demi-heure, de trois quarts d'heure ou d'une heure, ce temps est variable suivant la température et d'autres conditions mal définies, nous détachons avec les ciseaux des portions du segment postérieur, sclérotique et rétine réunies, et nous les transportons dans le liquide fixateur de Bethe.

Molybdate d'ammoniaque $(MoO^3)^7,3\,(AzH^3)^2O+4H^2O$ à 10 0/0.	100
Acide chlorhydrique (HCl)	8 à 10 gouttes.

A ce mélange on peut ajouter, suivant le conseil de Bethe, quelques gouttes d'eau oxygénée (H^2O^2); mais nous n'avons retiré aucun avantage bien appréciable de cette addition, du moins dans la rétine; et lorsqu'on tient à fixer d'une façon complète les éléments rétiniens, il faut ajouter 5 0/0 d'une solution d'acide osmique à 1 0/0. La formule devient alors :

Molybdate d'ammoniaque à 10 0/0.	100 grammes.
Acide chlorhydrique	8 à 10 gouttes.
Acide osmique à 10 0/0 dans l'eau.	5 grammes.
Eau oxygénée (non indispensable).	quelques gouttes.

Le morceau de rétine séjourne dans ce liquide fixateur d'une demi-heure à 1 heure; on le lave ensuite à grande eau pour le débarrasser du sel molybdique, et on le déshydrate rapidement dans l'alcool absolu. On le passe alors dans le xylol où il immerge une demi-heure, puis dans une solution saturée de paraffine dure dans le xylol, où il reste également une demi-heure. On l'essuie avec du papier buvard, on le couvre d'une couche de paraffine, on le sèche à l'aide d'un scalpel chauffé, et on le monte dans un bloc de paraffine, comme à l'ordinaire. On fait les coupes au microtome, le rasoir perpendiculaire à la pièce, pour obtenir des rubans. Ces coupes doivent être relativement épaisses. Si on ne désire point des séries, on plonge les coupes dans le xylol, qui dissout la paraffine et on les monte directement dans le baume. Le montage de la pièce peut aussi se faire dans la paraffine dissoute dans le chloroforme.

Il est bon en général de raccourcir toutes les opérations où l'alcool entre en jeu, car ce réactif n'est pas complètement inoffensif pour le bleu de méthylène, surtout quand la température est quelque peu élevée. Même employé à 0°, comme le conseillent Bethe et S. Meyer, il nous a semblé qu'il dissout un peu la combinaison du bleu avec le molybdate. Pour éviter l'action nocive de l'alcool lorsqu'on traite des rétines épaisses

Ce qui appelle tout d'abord l'attention, lorsqu'on colore les fibres centrifuges de la rétine des oiseaux par la méthode d'Ehrlich, c'est l'aspect différent de l'arborisation terminale suivant les ani-

ou des organes volumineux dont la déshydratation exige beaucoup de temps, nous employons une solution à 1 pour 300 de chlorure de platine dans l'alcool absolu. Ce réactif a la propriété de rendre le bleu de méthylène tout à fait insoluble pendant la déshydratation, et nous l'aurions employé directement comme liquide fixateur si, malheureusement, il ne déterminait pas dans les cellules nerveuses une précipitation grossière du bleu de méthylène, au contraire du dépôt extrêmement délicat causé par le molybdate.

Pour les pièces un peu grosses, telles que ganglions, intestin, muqueuses, etc., il est encore plus avantageux, après la fixation, qui doit durer une heure au moins, et le lavage à l'eau, de les abandonner pendant 2 à 4 heures dans la solution de

Formol.	30 c. c.
Eau distillée (H^2O).	100 c. c.
Chlorure de platine ($PtCl^2$). à 1 0/0.	5 c. c.

Les organes nerveux durcissent rapidement dans ce liquide, et on peut les couper après montage rudimentaire dans la paraffine (fixation sur un bloc de paraffine avec un scalpel chauffé), aussi bien, si ce n'est mieux, que les pièces durcies à l'alcool. Nous réduisons ainsi le contact de l'alcool aux courts moments nécessaires à la déshydratation des coupes. On passe ensuite les pièces dans le xylol, l'huile d'origan ou de bergamote. Il ne faut pas employer l'essence de girofle et la créosote, car elles dissolvent un peu les dépôts de bleu de méthylène.

Si on désire observer les coupes dans la glycérine, il faudra faire subir aux rétines en même temps la fixation et le durcissement, ce qu'on obtient par leur immersion, durant deux ou plusieurs heures, dans le mélange suivant.

Eau distillée.	100
Formol.	20
Picrate d'ammoniaque.	jusqu'à saturation.

On fait alors les coupes en maintenant la rétine entre deux demi-cylindres de moelle de sureau.

On peut aussi monter dans le baume les coupes destinées à l'examen dans la glycérine; pour cela, on les porte dans :

1° Une solution de molybdate.
2° L'eau, pour les laver.
3° L'alcool, pour les déshydrater, etc.

On peut encore, comme l'a conseillé récemment Dogiel (Der Bau der Spinalganglien bei den Säugetieren, *Anat. Anzeiger*, n° 6, 1896), mettre dans le molybdate ammonique les pièces déjà fixées dans le picrate et sectionner aussitôt.

Nous préférons, néanmoins, la fixation directe au molybdate. Par elle on obtient des préparations à fond complètement incolore, ou légèrement teinté de bleu.

Souvent, surtout quand il s'agit de rétines entières à examiner à plat, nous montons les préparations à découvert dans le damar comme pour les coupes au Golgi. Nous obtenons ainsi une transparence beaucoup plus grande, et pouvons employer les objectifs à immersion homogène.

Le dépôt de bleu, qui résulte du mode de fixation de Bethe, est beaucoup plus fin que celui produit par le picrate d'ammoniaque dans la méthode de Dogiel; et la teinte primitive se conserve en général si bien que la rétine montée a presque le même aspect qu'à l'état frais. Parfois, pourtant, la teinte bleue tourne un peu au violet. Lorsque les opérations de fixation, de déshydratation, etc., sont menées assez rapidement, on parvient à des préparations définitives et excellentes d'organes nerveux minces (rétine, muscle pectoral de la grenouille, intestin, etc.) en moins de deux heures.

maux étudiés. Chez les passereaux (pl. XIV, fig. 27, *i*) et chez les gallinacés (pl. XV, fig. 34 et 35), cette arborisation est courte, pauvre en ramuscules, si pauvre même que, dans quelques cas, elle semble seulement constituée par une bifurcation ou une masse double. Avant l'arborisation même, la fibre devient variqueuse et s'épaissit progressivement jusqu'à sa terminaison. Cette portion de volume plus gros correspond au trajet horizontal de ces fibres au niveau des spongioblastes. Chez quelques-unes de ces fibres on voit procéder de la masse terminale, en forme de tête de clou, 1, 2 ou 3 filaments très fins, qui s'achèvent à une certaine distance de l'arborisation principale par une légère varicosité (pl. XV, fig. 34, *e*). De temps en temps, aussi bien chez les passereaux que chez les gallinacés, on voit ces fibres fournir une arborisation plus compliquée, précédée généralement de la bifurcation du tronc, dans sa partie terminale (pl. XV, fig. 34, *d*). Les plexus péricellulaires ne manquent pas non plus, mais ils sont d'ordinaire pauvres en fibres, et il est rare qu'ils enveloppent la cellule amacrine sur toute sa hauteur.

Au contraire, chez le pigeon, matériel d'étude préféré de Dogiel, les arborisations des fibres centrifuges sont d'ordinaire passablement étendues, surtout si on les examine sur des rétines à plat (pl. XIV, fig. 28, *b*). Il s'en trouve, néanmoins, quelques-unes relativement simples qui rappellent tout à fait celles de la rétine du poulet (pl. XIV, fig. 25, *a*).

Si on analyse avec soin l'arborisation variqueuse terminale des fibres centrifuges du pigeon, on observe qu'elle est constituée par trois parties continues, mais de connexions différentes :

1° Le nid cellulaire;

2° Les branches inférieures ou basilaires;

3° Et le ou les filaments ascendants.

1° *Le nid péricellulaire* est la région principale de l'arborisation; il est formé de 2, 3 ou plusieurs branches variqueuses, plus ou moins verticales, parfois dichotomisées dans leur trajet, et s'appliquant étroitement à la surface d'un spongioblaste (pl. XIV, fig. 26, 29, 30, 32, 33). Ces branches se terminent par une granulation fusiforme ou ellipsoïde, parfaitement libre et en contact avec le protoplasma de la cellule, comme on le voit avec la dernière évidence en employant les forts objectifs apochromatiques de Zeiss, à immersion homogène (pl. XIV, fig. 29, 32, 33). Parfois tout le nid ne consiste qu'en deux branches indivises, longeant, dans le sens

vertical, le tronc d'un spongioblaste. Les exemples de ces nids rudimentaires abondent chez le poulet et les passereaux.

2° *Les branches inférieures* ou *basilaires* sont souvent des collatérales courtes, nées de la fibre centrifuge avant la constitution du nid terminal. D'autres fois ce sont des branches émanées du nid lui-même, mais qui s'en séparent en décrivant un angle et en montant à une certaine distance du spongioblaste qui doit recevoir l'arborisation principale. En tous cas, ces branchilles se terminent librement entre les spongioblastes voisins, comme on l'observe clairement dans les figures 29 et 30, en *p*, de la planche III.

3° Enfin, *les filaments ascendants* ou *longs* sont pour l'ordinaire au nombre d'un seul, de deux, rarement de trois; généralement ils proviennent du nid lui-même, qu'ils abandonnent au niveau du spongioblaste, et s'élèvent jusqu'à la limite supérieure de la couche des cellules amacrines, pour se terminer soit par une varicosité soit par une bifurcation (pl. III, fig. 30, *r*). Ces filaments manquent, d'habitude, chez les passereaux et les gallinacés.

En somme, l'étude minutieuse de l'arborisation terminale des fibres centrifuges prouve, d'une manière ne laissant pas de place au moindre doute, que les branches terminales non seulement constituent un nid autour de corpuscules spéciaux, mais encore qu'elles se mettent en rapport avec tous les autres spongioblastes par leurs filaments basilaires, ou ascendants courts, et par les ascendants longs.

Le fait, déjà indiqué par nous dans des publications antérieures, de la distribution exclusive de ces branches à la sous-zone des spongioblastes, sans que jamais on les voie déborder dans la couche des cellules bipolaires, donne une grande force à une opinion que nous avons émise. Nous admettons, en effet, que les spongioblastes, par l'intermédiaire des fibres centrifuges, font partie intégrante d'une chaine conductrice et que, recevant par ces fibres une excitation née dans le cerveau, ils la transmettent à l'articulation qui existe entre les expansions protoplasmiques des cellules ganglionnaires et le panache descendant des cellules bipolaires.

Mais quels sont les éléments spéciaux sur lesquels se termine la partie principale de l'arborisation des fibres centrifuges? Dogiel, dans son dernier travail sur la rétine des oiseaux, suppose que la cellule enveloppée n'est pas un corpuscule à cylindre-axe long (par ex. : ses ganglionnaires de la couche des grains internes), mais une

espèce d'amacrine, dont il est parvenu, assure-t-il, à découvrir les expansions descendantes, réparties dans divers plans de la zone plexiforme interne. Pourtant, dans les dessins de Dogiel, ce que l'on voit seulement, c'est le corps du corpuscule enveloppé et toujours reproduit avec un vague extrême.

Lorsqu'on étudie un grand nombre de préparations de la rétine des oiseaux, colorées par la méthode d'Ehrlich, on a lieu d'y rencontrer quatre sortes d'images relatives aux fibres centrifuges.

1° Dans un grand nombre de coupes ces fibres et leur arborisation s'imprègnent isolément, c'est-à-dire que les spongioblastes avec lesquels elles sont en rapport ne sont pas colorés. Ces préparations sont, bien entendu, celles qui permettent de mieux étudier, sans crainte d'erreur, la disposition réelle de l'arborisation. Il suffit de s'en rapporter aux figures 25 et 28 de la planche XIV. Cette indépendance de coloration prouve aussi l'indépendance morphologique des cellules enveloppées et des fibres centrifuges.

2° Dans quelques cas, ces arborisations se colorent en même temps que les spongioblastes qu'elles entourent, et avec la même intensité, ce qui donne lieu à ces étranges aspects d'anastomose entre expansions protoplasmiques et ramifications nerveuses, qui ont induit en erreur même des observateurs aussi expérimentés que Dogiel. Que l'on jette un coup d'œil sur la fig. 28, en *a* (pl. XIV), et l'on verra s'il est possible de distinguer, dans cette image réticulée singulière, ce qui appartient au spongioblaste et ce qui appartient à l'arborisation de la fibre centrifuge.

Cette confusion des limites des éléments en rapport, résultat de leur coloration simultanée par le bleu de méthylène, doit nous mettre en garde contre les apparences d'anastomose révélées par ce réactif. Aussi,

Règle générale : Tout contact ou rapport de contiguité est transformé, dans ces conditions, en rapport de continuité par le bleu de méthylène. Nous essayerons plus tard d'expliquer ce phénomène grâce auquel on peut trouver des anastomoses apparentes entre tous les éléments nerveux, quels qu'ils soient et à quelque région qu'ils appartiennent, pourvu qu'ils se touchent ou soient à proximité suffisante. Pour notre compte, nous avons très souvent aperçu des anastomoses dues à cette particularité du bleu de méthylène, non seulement entre les cellules ganglionnaires d'un même plan, mais même entre le corps des spongioblastes et les

filaments descendants des cellules bipolaires et jusqu'entre les bipolaires et les cellules de Müller qui, de temps à autre, prennent le bleu d'Ehrlich. En un mot, il n'y a pas d'erreur, si grave soit-elle, qu'on ne puisse commettre dans l'étude de la rétine, en prenant à la lettre, sans comparaison avec ce que fournissent d'autres préparations plus dignes de foi, les révélations de la méthode d'Ehrlich.

3° Dans le plus grand nombre des cas les fibres centrifuges se teignent en bleu intense, et le corps des spongioblastes enveloppés en bleu très pâle. Dans de telles préparations, dont nous donnons les figures 26, 29, 30, 32 et 33 en la planche XIV, l'erreur pour croire à une anastomose est encore possible, mais avec un objectif à immersion homogène on met en entière évidence l'indépendance absolue des deux parties constitutives de l'articulation.

4° Enfin, dans un très petit nombre d'occasions, on réussit à colorer exclusivement, mais jamais avec grande intensité, les spongioblastes enveloppés. Alors on se rend compte, et il en est de même dans le cas précédent, qu'il s'agit de cellules allongées, minces, piriformes, et dont le long pédicule s'arrête brusquement en atteignent la zone plexiforme interne (pl. XIV, fig. 26, *e*, et 31). Cette partie de la cellule apparaît toujours passablement pâle, mais en tout cas l'examen avec un apochromatique puissant (1,40 de Zeiss) dénonce deux faits importants :

1° Tout d'abord, on a la conviction que jamais aucune branche destinée aux divers étages de la couche plexiforme interne ne descend du pédicule de ce spongioblaste. Ce qui permet de suite d'éliminer l'idée qu'il s'agit de spongioblastes diffus ou stratifiés, ou encore des cellules de Dogiel.

2° Puis, de temps à autre, on voit partir du pédicule du corps cellulaire enveloppé un ou plusieurs appendices courts et verruqueux et aussi une fibre horizontale longue, très nette, qui nous a sémblé être un véritable cylindre-axe, bien que nous n'ayons pu la suivre sur un assez long parcours (pl. XIV, fig. 31, *l*). En comparant ces cellules singulières avec les spongioblastes d'association découverts par nous dans la rétine des oiseaux, tous les doutes se dissipent à l'instant (comparer les figures 14, *c*, *g* et *e* de la planche XIII et la figure 31 de la planche XIV).

Ainsi le nid péricellulaire formé par l'arborisation des fibres centrifuges se met en rapport avec le corps et la tige descendante

de nos spongioblastes horizontaux ou d'association. Quant aux autres branchilles qui émanent de cette arborisation, elles sont destinées aux spongioblastes ordinaires, ainsi que nous l'avons établi. Ajoutons, que dans le cas où l'arborisation terminale est très pauvre, ainsi qu'il advient chez le poulet, la connexion de tous les ramuscules de cette arborisation avec le spongioblaste d'association nous paraît très vraisemblable (pl. XV, fig. 35, *f*).

Dogiel l'a fait remarquer : une fibre centrifuge peut former deux nids, et par suite entrer en relations avec deux amacrines spéciales, comme la figure 33, pl. XIV le représente. Lorsque cela se produit, les spongioblastes d'association en relation avec la même fibre sont, d'ordinaire, peu éloignés l'un de l'autre.

Les fibres centrifuges existent-elles dans toute la rétine ou seulement dans certaines régions? Nous pouvons affirmer, appuyés sur nos imprégnations par la méthode de Golgi chez les passereaux, que ces fibres sont réparties dans toute l'étendue de la rétine, et que, bien loin de manquer sur les bords et dans le voisinage de la fossette centrale, elles y abondent en grand nombre. Précisément aussi, dans ces régions, où la rétine acquiert une épaisseur considérable, les spongioblastes d'association et leurs arborisations nerveuses terminales sont très longs et très nombreux.

Une gaine de myéline, avec ses étranglements de Ranvier, d'après les descriptions de Dogiel, entoure ces fibres et un grand nombre d'autres fibres nerveuses de la rétine. Nous n'avons pu confirmer la réalité de cette assertion. L'acide osmique et la méthode de Weigert-Pal sont restés impuissants à nous faire découvrir dans la rétine des oiseaux, au niveau de la couche plexiforme interne ou de celle des spongioblastes, la moindre enveloppe myélinique. Et les plus forts grossissements d'apochromatiques, sur les préparations au bleu d'Ehrlich, n'ont pas davantage décelé le moindre double contour à ces fibres.

Étant donnés les rapports spéciaux qui unissent les spongioblastes d'association aux fibres centrifuges, quel peut être le rôle joué par les spongioblastes d'association? Répondre à une question de cette nature, dans l'état actuel de la science, est fort difficile et expose à des voltes d'opinions ; d'autant plus que nous ignorons de tout point la signification physiologique et des spongioblastes vulgaires et des fibres centrifuges. Quoi qu'il en soit, un fait qui n'affecte en rien l'essence même de la fonction mais seulement sa

forme, semble ressortir de l'étude précédente : c'est que, par l'intermédiaire des spongioblastes d'association (dont l'arborisation terminale tient sous sa dépendance un grand nombre de spongioblastes communs par son contact avec leurs pédicules), les fibres centrifuges transmettent leur incitation à des groupes considérables de spongioblastes vulgaires fort éloignés.

Et la seconde espèce de fibres centrifuges, mentionnées tout nouvellement par Dogiel? Nos observations ne se montrent point concluantes à leur égard. Certainement, quelquefois on aperçoit dans la rétine du pigeon des fibres un peu plus déliées que les centrifuges ordinaires, et qui ont pour caractère de se diviser à angle aigu pendant leur trajet à travers la couche plexiforme interne (pl. XIV, fig. 26, *g*). Mais il nous a paru qu'une fois arrivée au-dessous des cellules amacrines elles se comportaient de la même manière que les autres. En outre, nous n'avons pu rencontrer ces fibres bifurquées ni chez les passereaux, ni chez le poulet, ni chez le canard. Pour tout dire, la description de Dogiel soulève pas mal de doutes; car alors que dans un premier travail [1] il décrivait l'arborisation finale de ces fibres comme un composé de branchilles courtes et noueuses laissant des jours étroits entre elles, dans sa dernière publication [2] il la représente comme constituée de branches longues divisées en dichotomie et terminées le long et sur les expansions protoplasmiques de certains spongioblastes spéciaux (spongioblastes semi-lunaires, étoilés et pourvus d'un cylindre-axe court, se résolvant rapidement en branchilles terminales).

Les fibres centrifuges de la 2e espèce de Dogiel seraient-elles par hasard les cylindres-axes terminaux de nos spongioblastes d'association? et Dogiel n'aurait-il pas méconnu la continuité de ces cylindres-axes avec les spongioblastes d'association à cause des colorations incomplètes fournies par la méthode d'Ehrlich? Au début, nous étions porté à le croire. Mais, en présence de la nouvelle description de l'auteur russe concernant les arborisations des fibres centrifuges, nous sommes contraints à la réserve et nous attendons que de nouvelles investigations nous permettent de formuler un jugement catégorique.

1. Dogiel, Die Retina der Vögel, *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd XLIV, 1894.
2. Id. Ein besonderer Typus von Nervenzellen in der mittleren gangliösen Schicht der Retina der Vögel, *Anat. Anzeiger*, 1895.

IV

De certaines cellules étoilées de la couche des bipolaires dans la rétine des oiseaux.

Dans notre mémoire sur la rétine des vertébrés [1], en traitant de la couche des grains internes chez les poissons, nous avions fait mention de certains éléments, petits, étoilés, munis de plusieurs expansions, les unes ascendantes, ramifiées dans la zone moléculaire externe, et les autres descendantes et arborisées dans la moléculaire interne. Jamais, chez les autres vertébrés, nous n'avions rencontré rien de semblable, sauf chez la grenouille où ces éléments se montrèrent toujours incomplètement imprégnés.

Mais, récemment, dans la rétine du *moineau*, nous sommes parvenus à colorer plusieurs exemplaires de ces cellules, dont le siège est, comme on peut s'en assurer sur la figure 27, *s* de la planche XIV, dans la zone des bipolaires, à des niveaux différents. Leur forme est variable, tantôt fuselée, tantôt triangulaire ou encore étoilée. Du sommet ou des côtés du corps émergent une, deux ou trois branches qui, tout en subissant des divisions le long de leur route, montent vers la zone plexiforme externe, où elles se terminent sous les pieds des cônes et des bâtonnets et parfois entre eux. Les expansions descendantes, de nombre divers, cheminent souvent horizontalement, pour ensuite descendre. Quelquefois, au lieu d'émaner du corps, elles procèdent des branches ascendantes. De toutes façons, ces expansions se ramifient entre les corps des cellules bipolaires et se terminent, du moins en partie, en appliquant sur la surface de ces bipolaires des ramuscules courts et variqueux. Quelques-unes de ces expansions descendantes vont jusqu'à la frontière des cellules amacrines, et même on a l'impression qu'elles descendent encore plus bas. Mais jamais nous n'avons pu poursuivre ces prolongements inférieurs jusqu'à la zone plexiforme interne.

La signification de ces singuliers éléments nous échappe; et il est nécessaire de documenter davantage leur histoire par de nouveaux faits pour avoir quelque idée de leur rôle physiologique.

1. Cajal, La rétine des vertébrés, *La cellule*, 1892.

V

Spongioblastes déplacés.

Parmi les corpuscules de la couche ganglionnaire, jamais complètement colorés par la méthode d'Ehrlich, et constamment imprégnés par celle de Golgi, figurent certaines cellules, petites, piriformes, dont l'expansion ascendante se résout dans un des étages inférieurs de la zone plexiforme interne en une magnifique arborisation aplatie, à branches si fines, si variqueuses et si drues que le plexus qui en résulte est peut-être le plus délicat et le plus touffu de tous les organes nerveux (pl. XIII, fig. 14, *j*, *j*).

Dans nos premières recherches notre attention était déjà éveillée par la rareté extrême de l'imprégnation du cylindre-axe de ces cellules. Nous attribuions d'abord ce fait à un excès de durcissement. Mais nos doutes augmentant à mesure du nombre croissant de nos préparations, nous nous sommes mis à examiner la petite quantité de cellules de cette espèce qui étaient pourvues d'un appendice descendant, et bien vite nous nous sommes convaincus de la possibilité d'une erreur, car toujours, dans ces préparations, les corpuscules ganglionnaires, les cellules épithéliales étaient imprégnés simultanément. Au contraire, dans les cellules tout à fait isolées et imprégnées avec grande pureté, où l'erreur n'était pas possible, toujours l'expansion fonctionnelle faisait défaut.

Nous avons continué alors nos imprégnations chez le pigeon et le poulet, nous servant du procédé d'enroulement, qui évite les dépôts iréguliers dans la couche des fibres optiques et nous avons obtenu la coloration d'un grand nombre de ces petits corpuscules. Eh bien! jamais aucun d'eux n'a montré trace de cylindre-axe, ou d'expansion conique pouvant lui donner naissance. Par contre, toutes les cellules ganglionnaires grandes et moyennes de ces mêmes rétines étaient continuées par des cylindres-axes parfaitement nets. Ajoutons encore : les rétines de chat, de chien, du 4me au 10me jour laissent voir aussi certains corpuscules petits dans la couche ganglionnaire; et ces corpuscules ne manifestent pas d'avantage de. cylindre-axe (pl. XII, fig. 1, *j*, *j*). Enfin dans les rétines d'oiseaux, colorées par le bleu de méthylène, et vues à plat, on note

toujours quelques éléments de faible diamètre, et dont il est impossible d'établir la continuité avec les fibres du nerf optique.

De toutes ces observations unanimes est sortie notre conviction que la couche des cellules ganglionnaires renferme deux sortes d'éléments : 1° les cellules ganglionnaires elles-mêmes, déjà bien connues, et 2° certains spongioblastes, à panache fin et dense que, par analogie, avec d'autres éléments rétiniens aptes à quitter leur habitat ordinaire, nous qualifierons de *déplacés*, et ces éléments pourront s'appeler *amacrines déplacées* ou *inférieures*.

L'existence, chez les passereaux, de ces amacrines déplacées est très probable. D'autant que, parmi les spongioblastes de gîte normal, il en est, complètement identiques par la forme, la délicatesse et l'arborisation dans la couche plexiforme (pl. XIII, fig. 14, *g*, *g*.), qui diffèrent seulement par l'étage où cette arborisation étend ses rameaux. Pour ces spongioblastes, déplacés quant à leur arborisation, c'est l'étage quatrième, tandis que pour les normales, c'est le second.

Pour ce qui est de la distribution générale de ces amacrines inférieures ou déplacées nous pouvons affirmer, quoique nos études ne soient pas achevées, qu'on les rencontre dans la rétine des poissons, des batraciens, des reptiles, des oiseaux et des mammifères. Mais c'est chez les oiseaux qu'elles sont les plus nombreuses et les plus faciles à imprégner.

Le déplacement des corpuscules nerveux n'est pas une nouveauté dans la science. Déjà Dogiel en parle à propos des cellules ganglionnaires et des corpuscules bipolaires, mais sans donner d'interprétation de ce fait. Nous-même, avons signalé de semblables migrations, non seulement chez ces derniers éléments, mais aussi chez certains spongioblastes qui, dans la rétine des poissons et des mammifères, au lieu d'être à leur place habituelle, ont envahi différents niveaux de la zone plexiforme interne; et récemment encore, nous avons coloré par le bleu de méthylène, chez les oiseaux, des cellules de Dogiel (cellules ganglionnaires) de la couche des grains internes, en pleine zone plexiforme interne (pl. III, fig. 35, *d*). L'interprétation rationnelle de ces faits étranges fut donnée pour la première fois par nous dans notre livre : « La rétine des oiseaux ». Nous y déclarions : *Pour l'interprétation de la nature des cellules nerveuses, il ne faut pas tenir compte de la position du corps cellulaire, position variable, dans les diverses espèces animales. Ce qui*

importe avant tout, ce sont la situation et les rapports des expansions protoplasmiques et du cylindre-axe.

D'après cette règle, les éléments, exempts d'expansion descendante, de la couche ganglionnaire doivent être considérés non comme des cellules d'une signification physiologique particulière, mais comme des spongioblastes déplacés. Ces migrations, variables suivant les espèces animales, sont l'effet de vraies adaptations à l'augmentation ou à la diminution du nombre et de la dimension de certaines catégories d'éléments. Par suite de cette adaptation, les lacunes ou vides intercellulaires se trouvent évités.

Cette formule d'interprétation de la nature des cellules nerveuses est susceptible de jeter quelque lumière dans l'étude des homologies cellulaires des organes nerveux semblables de la série animale. Dans un beau travail sur la rétine des céphalopodes, Lenhossek[1] a récemment mis en évidence toute l'importance de ce principe. Grâce à son application judicieuse, ce savant est parvenu à reconnaître quels sont, dans la rétine de ces animaux, les représentants des cellules bipolaires, et cela malgré leur changement d'habitat, car, au lieu de loger sous les pieds des cônes, ils se trouvent au-dessus. Il a pu préciser aussi le caractère amacrine de certaines cellules (couches granuleuses externes des céphalopodes) dont le siège est différent de celui des spongioblastes des vertébrés, mais dont la position et les rapports typiques du panache terminal se sont conservés. Il a reconnu, enfin, que les amacrines des céphalopodes entrent aussi en rapport de contact avec des arborisations libres de fibres centrifuges puissantes.

VI

Batonnets et cônes des oiseaux.

Nos récentes recherches avec la méthode d'Ehrlich, perfectionnée par Bethe, nous ont permis de colorer très souvent, dans la rétine du pigeon et du poulet, les cellules épithéliales et les visuelles.

Des fibres de Müller nous dirons seulement qu'elles se présentent avec les mêmes caractères que dans les préparations au chromate

1. Von Lenhossek, Histologische Untersuchungen am Sehlappen der Cephalopoden, *Arch. für mikrosk. Anat.*, Bd 47, 1896.

d'argent; mais leur imprégnation est plus incomplète et les expansions lamelleuses collatérales ont une telle pâleur qu'on ne peut en dessiner les contours.

Pour les cônes et les bâtonnets, nous donnons, dans la figure 18 de la planche XIII, un dessin avec l'aspect que ces éléments revêtent dans les bonnes préparations au bleu de méthylène. On remarque sur-le-champ l'épaisseur plus grande du corps des bâtonnets *o* et de ses fibres ascendante et descendante. Mais, détail plus intéressant, au niveau de la plexiforme externe on perçoit deux plans ou séries de pieds, autrement dit, deux rangées superposées de renflements inférieurs appartenant aux cellules visuelles; l'étage supérieur de ces renflements est réservé seul aux bâtonnets, l'étage inférieur, seul aux cônes (*p*). Les branchilles saillant de ces renflements sont très pâles, se colorent rarement et ne peuvent, par suite, être étudiées jusqu'à leur terminaison, comme dans les préparations au Golgi. Pourtant, quelquefois, il nous a été possible d'observer que ces appendices basilaires sont courts et se terminent en liberté au moyen d'une délicate varicosité.

VII

La question des anastomoses des expansions protoplasmiques.

Nous avons défendu, dans plusieurs de nos travaux sur la structure des centres nerveux, et dans nos études sur la rétine, la doctrine de Golgi, relative à la terminaison libre des expansions dendritiques des corpuscules nerveux. Un grand nombre d'auteurs, des histologistes et des embryologistes, His, Forel, Kœlliker, Van Gehuchten, Retzius, V. Lenhossek, Held, L. Sala, Cl. Sala, Tartuferi, Lachi, Calleja, etc., ont fait de même.

Dans toutes les préparations, même dans celles où les branchilles nerveuses et protoplasmiques sont à ce point délicates qu'elles engendrent des plexus extrêmement touffus, réclamant les objectifs les plus puissants, cette indépendance est manifeste, pourvu que l'imprégnation y soit fine et complète.

A l'occasion de nos travaux sur la rétine nous avons essayé de mettre en lumière les erreurs que l'on peut commettre par l'emploi exclusif de la méthode d'Ehrlich; nous avons en même temps combattu la réalité objective des anastomoses de Dogiel qui, ayant

travaillé avec le bleu de méthylène, a cru voir des anastomoses, non entre les expansions dendritiques des cellules ganglionnaires seulement, mais jusqu'entre les ramifications nerveuses elles-mêmes (plexus des pieds des bipolaires, arborisations péricellulaires des fibres centrifuges) : cette assertion est, d'après nous, en opposition avec les faits de terminaisons libres, que les méthodes aussi bien de Golgi que du chlorure d'or et du bleu de méthylène, nous montrent dans les plaques motrices, les épithéliums, les glandes, les appareils de sensibilité tactile, etc. Et quant à la rétine elle-même notre étude des fibres centrifuges a prouvé d'une part que le bleu de méthylène, comme le chromate d'argent, dans certaines conditions, révèle des arborisations libres d'expansions nerveuses, et d'autre part que ce mode de terminaison est, pour le moins, la règle dans les prolongements protoplasmiques. On en reste persuadé, non seulement par l'examen impartial des préparations au bleu d'Ehrlich, mais par un regard jeté sur les dessins mêmes de Dogiel. Sur quelques-uns d'entre eux, les dendrites sont reproduits, terminés en pointe ou par une varicosité. Ainsi les préjugés de l'auteur, malgré tout leur absolutisme sur ce point, n'ont pu toujours suffire à enlever aux figures copiées sur ses préparations une grande partie de leur réalité.

Avant d'entreprendre l'explication détaillée du pourquoi des anastomoses produites, dans certains cas, par le bleu de méthylène, il nous semble nécessaire d'exposer les opinions des auteurs qui, après l'histologiste russe, ont porté leurs études sur la rétine colorée au bleu d'Ehrlich.

Kallius[1] s'exprime avec peu de décision sur cette question des anastomoses. Mais, dans beaucoup de passages de son œuvre, il penche plutôt pour l'absence de réseaux protoplasmiques.

Il commence par admettre le rôle conducteur du prolongement protoplasmique découvert par nous. Et pour l'étayer, il cite les branches ascendantes des bipolaires et les plexus protoplasmiques formés dans la couche plexiforme interne par les cellules ganglionnaires, toutes expansions qui constituent des chaînons obligatoires dans la chaîne de conduction du mouvement nerveux. Puis, traitant en général du problème des anastomoses, il affirme : « A première vue, on aperçoit des anastomoses nombreuses et bien distinctes,

1. Kallius, ouvrage cité, p. 543 et suiv.

surtout chez les grosses cellules de la couche ganglionnaire interne et lorsque les préparations sont bien colorées. Mais si on poursuit aussi loin qu'on le peut chacune des expansions formant ces anastomoses, on la voit prendre peu à peu une plus grande minceur, et finir, après être devenue variqueuse, par une extrémité libre. Une objection pourrait s'élever : la préparation aurait été fixée trop tôt, bien avant que la coloration des expansions ne fût complète. Pour l'éviter, nous avons maintes fois pris garde d'attendre le dernier moment pour opérer la fixation et, malgré cela, nous n'avons trouvé d'anastomoses que dans quelques cas. » Et plus loin : « On peut voir aussi les anastomoses entre les dendrites ascendantes des cellules bipolaires, dans les préparations de Golgi, mais nous leur accordons peu de valeur démonstrative, pour les raisons susdites. » Et dans un autre passage : « Je n'ai jamais pu, dans aucune espèce d'éléments rétiniens, rencontrer les grosses anastomoses décrites par Dogiel dans la rétine humaine. » Ces diverses citations tirées des généralités du travail de Kallius sont l'expression des fluctuations de ses pensées en présence du problème débattu. Mais, chose intéressante, cet auteur, lorsqu'il décrit chaque type cellulaire en particulier, se montre presque tout à fait réfractaire à l'admission de réseaux intercellulaires. Ainsi, quand il traite des cellules horizontales, il nie les anastomoses de la couche plexiforme externe; puis, en s'occupant des bipolaires, il déclare que ni la méthode de Golgi ni celle d'Ehrlich ne permettent d'observer des anastomoses, soit entre les dendrites, soit entre les arborisations du panache inférieur. Il formule les mêmes dénégations à l'égard des prétendus réseaux des plexus horizontaux formés dans la couche plexiforme interne, tant par les amacrines que par les ganglionnaires. C'est seulement en décrivant le panache ascendant des bipolaires pour bâtonnets qu'il affirme « avoir surpris *un cas de continuité* entre la sphérule terminale d'un bâtonnet et une branchille de bipolaire ».

Un cas de continuité! en présence des innombrables indépendances qu'on peut observer entre les facteurs d'articulation des cellules visuelles avec les bipolaires! Et puis n'y a-t-il pas quelque possibilité d'erreur? une superposition, un contact de deux branchilles terminales : cela est si facile à confondre avec une continuité! Et d'ailleurs, dans les dessins de Kallius, faits en grande partie d'après des préparations par la méthode d'Ehrlich,

toutes les expansions cellulaires se montrent indépendantes [1].

De temps à autre, Kallius semble se lamenter du peu d'efficacité de la méthode de Golgi pour la démonstration des anastomoses puisque, par elle, on ne peut arriver à imprégner en même temps les

1. Kallius, dans ses considérations sur ma théorie des contacts, parle souvent de *préjugés*, de dogmatismes, etc., ce qui ne l'empêche point d'adopter presque en totalité mes dogmatismes. Dans l'histoire de la neurologie, ce qui est le *préjugé*, l'*affirmation a priori*, c'est la théorie des réseaux. — Au contraire, pour la doctrine des terminaisons libres et la transmission des courants nerveux au niveau des contacts, c'est seulement l'observation minutieuse et précise des faits qui a conduit beaucoup d'entre nous à l'adopter. La véhémence du polémiste, le personnalisme de l'inventeur n'ont eu aucune part chez moi pour me faire adhérer à cette doctrine. Sa découverte n'est point entièrement mienne, en effet, puisque Golgi en donna le premier la démonstration pour les expansions protoplasmiques, et que His et Forel ensuite la défendirent dans toute son étendue, embrassant en même temps les expansions nerveuses. Et de plus, son adoption ne m'a jamais commandé de ne point accepter l'existence de la continuité intercellulaire dans certains cas particuliers où les apparences (peut-être erronées) s'imposaient avec trop de force.

Si je n'étais ennemi de toute polémique, je pourrais retourner l'argument contre Kallius, avec plus de raison et de force, et l'accuser d'adopter des opinions, non d'après des préjugés à lui propres, mais, ce qui est plus grave, d'après des préjugés d'autrui. Ainsi, un esprit pointilleux pourrait soupçonner que l'histologiste de Göttingen, lorsqu'il accepte la continuité substantielle entre les cônes ou les bâtonnets, corpuscules de nature épithéliale, et les cellules bipolaires de nature nerveuse, et cela malgré qu'il n'en ait observé en tout qu'un seul cas, ne traduise point une conviction personnelle. Il pourrait croire que Kallius s'est, en cela, proposé de rendre un hommage de respect et de prouver sa discipline à son maître Merkel, sous la direction de qui il travaillait et qui vit, il y a longtemps déjà, la continuation des bâtonnets par les bipolaires.

Je trouve très naturel que l'on honore des maîtres illustres tels que Merkel et tant d'autres qui sont la gloire de l'anatomie allemande, et ceux qui le font me sont très sympathiques.

Je déplore même de n'avoir point à accomplir ce devoir sacré, car jamais je n'eus de maîtres qui, personnellement, m'aient initié à l'étude des méthodes scientifiques. Je n'ai, par suite, à satisfaire à aucune obligation de discipline intellectuelle.

Ce culte du maître devrait pourtant avoir pour limite celui de la vérité, et celui dont nous sommes tous redevables à la cause du progrès.

Les exemples de cette dévotion excessive, parfois tribut volontaire, mais souvent aussi expression de la discipline d'école, abondent dans tous les pays. Ainsi, en Italie, les élèves de Golgi possèdent, pour percevoir certains élégants réseaux de fibrilles nerveuses et certains contacts intimes entre capillaires sanguins et expansions protoplasmiques, une acuité de vue que la nature semble nous avoir refusée, ainsi qu'à bien d'autres. Et, par contre, les neurologistes italiens, ceux qui ont reçu la manne éducatrice à Pavie, nous en exceptons Tanzi, Lugaro, Falcone et quelques autres caractères indépendants, souffrent d'une hallucination dénégatoire, d'une cécité vraiment bizarre : ils ne peuvent jamais percevoir les arborisations nerveuses péricellulaires, quelque éclatantes et décisives qu'elles soient pour tout le monde.

Ce sont là des défauts difficilement guérissables, car ils ont racine, et profonde, dans deux sentiments éminemment humains : l'orgueil du maître, l'admiration du disciple.

Le devoir exige de nous tous la plus grande somme d'efforts pour l'élimination de ces enkystements scientifiques si funestes à l'éclosion des talents originaux et aux progrès du savoir. Nous ne devrions jamais oublier, que si grand soit un homme, il vaut toujours moins que la vérité, et que celle-ci, tôt ou tard, d'ordinaire pendant la durée de notre propre existence, finit toujours par l'emporter sur ceux qui, l'ayant servie dans leur jeunesse, se montrent dans l'âge mûr, ses obstacles et ennemis les plus opiniâtres. — Prof. Cajal.

éléments qui concourent à la formation des plexus, par exemple, de celui de la couche plexiforme externe.

Mais cette propriété n'est pas un défaut, c'est précisément une des meilleures qualités de la méthode : sans elle, toute analyse des connexions cellulaires serait impossible. Et du reste l'arrêt constant de l'imprégnation dans certains parages, toujours les mêmes chez tous les vertébrés, et quelles que soient les modifications de la méthode (simple, double, demi-lente, au sublimé de Cox, etc.) ne plaide-t-il pas beaucoup en faveur de l'indépendance absolue des cellules visuelles et, en général, de toutes les cellules nerveuses?

N'a-t-on pas de même la conviction de cette indépendance lorsqu'on voit les préparations obtenues par Azoulay [1] à l'aide de sa méthode d'imprégnation métallique sur coupes, méthode qui, permettant de suivre sous le microscope les progrès de l'imprégnation, prouve que, malgré les diversités d'origine et de durcissement, les éléments s'arrêtent toujours aux mêmes points, dans la rétine, le cervelet ou le cerveau?

S'il existe une impossibilité matérielle, inéluctable, pour que le dépôt métallique dépasse certaines extrémités variqueuses présentées par les fibres nerveuses et les prolongements protoplasmiques de régions déterminées, cela ne signifie-t-il pas implicitement qu'en ces points est une substance de composition chimique spéciale, et que plus loin commence une autre substance de propriétés chimiques différentes?

Parmi les auteurs qui récemment ont encore employé le bleu de méthylène, nous avons à mentionner Bouin [2]. Cet observateur a soumis les préparations qu'il a obtenues par cette méthode à une critique sagace et méticuleuse. Il a fait remarquer la grande difficulté de la démonstration des anastomoses des expansions dendritiques, difficulté dont la seule solution se trouve dans l'examen des préparations, à l'aide de puissants objectifs à immersion : « En examinant, dit Bouin, les dendrites avec un objectif fort, à sec, dans beaucoup de cas on constate que l'on a affaire à des fibres plus ou moins enlacées mais indépendantes, et on est loin d'observer, après un examen attentif, la multiplicité des anastomoses que Dogiel

1. Azoulay, Méthode d'imprégnations métalliques, sur coupes, *Bulletin de la société de Biologie,* 1895.

2. Bouin, Sur les connexions des dendrites des cellules ganglionnaires dans la rétine, *Bibliographie anatomique,* n° 3 (mai-juin), 1894.

figure dans ses planches. Souvent aussi on remarque des prolongements protoplasmiques qui unissent deux cellules nerveuses. — En étudiant avec un bon objectif à immersion homogène tout le parcours de ces dendrites anastomotiques, nous avons toujours rencontré un ou plusieurs points au niveau desquels la continuité substantielle n'était qu'apparente ; il y avait toujours à cet endroit une juxtaposition ou une superposition de fibrilles nerveuses. » Du reste la critique des images trompeuses que l'on aperçoit à l'aide d'objectifs faibles, dans les préparations d'Ehrlich, a été fort bien faite par cet auteur. Il est grand dommage que Bouin, qui a fait preuve d'une telle sagacité dans l'interprétation des fausses anastomoses interprotoplasmiques, n'ait pas su éviter de tomber lui-même dans l'erreur. Il a pris comme fait positif l'existence des singuliers spongioblastes nerveux de Dogiel, donnant naissance, d'après ce savant, à une expansion fonctionnelle, par convergence de leurs appendices protoplasmiques. Cette erreur, le savant russe, a su s'en corriger récemment, mais tous ceux qui ont une foi aveugle en la valeur révélatrice du bleu de méthylène doivent toujours l'avoir présente à la mémoire.

Un autre histologiste, qui a fait à la rétine application de la méthode d'Ehrlich, est Renaut, de Lyon [1]. Cet auteur, ayant fixé la rétine par le picrate d'ammoniaque en présence des vapeurs d'iode, affirme avoir obtenu des préparations qui ne laissent point douter de l'existence de réseaux entre les dendrites des cellules ganglionnaires, et même entre ceux de ces dernières cellules et des cellules amacrines. Il soutient encore que le plexus basal (couche plexiforme externe) contient un autre réseau dû au concours des expansions protoplasmiques ascendantes des cellules ganglionnaires (?). Enfin il décrit, dans les plus fines ramifications protoplasmiques, des perles creuses ou vacuolisées (les varicosités décrites déjà par Dogiel et d'autres auteurs) dont le rôle serait grand pour la nutrition du protoplasma.

Pourtant, Renaut semble attribuer peu d'importance aux anastomoses, sans doute à cause du petit nombre de celles qu'il a pu rencontrer, vu qu'il déclare : « Dogiel est allé trop loin en admettant que, sur un très grand nombre de points, les cellules nerveuses for-

1. Renaut, Sur les cellules nerveuses multipolaires et la théorie du « Neurone » de Waldeyer, *Bulletin de l'Académie de Médecine de Paris*, séance du 5 mars 1895.

ment des réseaux par la continuité de leurs prolongements protoplasmiques respectifs. L'emmêlement inextricable donne, il est vrai, l'apparence d'un réseau. En y regardant de près, on voit qu'il s'agit de croisements au *contact*, d'appuis pareils à ceux que prennent sur les corps cellulaires les fibres névrogliques et les filaments unitifs du corps muqueux de Malpighi. *L'articulation se fera donc, dans l'immense majorité des cas, par des appuis adhésifs ou par de simples accolements.* »

Ces articulations ou contacts s'établiraient au niveau des portions perlées des branchilles protoplasmiques. « Cela posé, dit M. Renaut, la formation des vacuoles perlées étant contingente (puisqu'elles existent ou non sur les ramuscules de même ordre entrelacés) là où elle se produit sous l'influence de l'activité directrice de la cellule elle raccourcit et tend le ramuscule, qui devient perlé. Cette tension s'opérant ou non dans les ramuscules qui se croisent peut faire et fait même nécessairement varier l'exactitude de leurs contacts. Ainsi les neurones peuvent s'articuler ou se désarticuler. » — « Ce sont des faits, proclame M. Renaut, découlant d'observations directes, non pas des hypothèses. »

L'existence et même la production des perles, *post mortem*, est effectivement un fait, même très bien connu des auteurs, ainsi que le remarque Azoulay [1] dans une critique très judicieuse des hypothèses histologiques relatives à la communication des courants dans les centres. Mais, que je sache, personne n'a pu observer *de visu* ce mouvement d'articulation et de désarticulation des appendices protoplasmiques par l'apparition des perles. Voilà qui est l'hypothèse. L'histologiste de Lyon, nous semble-t-il, pour fuir le conjectural et s'en tenir au réel, comme il l'affirme, tombe dans l'hypothèse la plus capricieuse qui ait été donnée du fonctionnement des éléments rétiniens. Même en admettant la préexistence de ces perles, comment M. Renaut sait-il que l'augmentation du volume de ces dernières, ou leur apparition en un point où elles étaient absentes, déterminent la tension des ramuscules protoplasmiques et relâchent leurs contacts? Ne pourrait-on pas aussi admettre que la paroi de la perle se distend par absorption du liquide ambiant et que cette paroi se forme aux seuls dépens du

1. L. Azoulay, Psychologie histologique et texture du système nerveux, Revue générale, *Année psychologique de MM. Beaunis et Binet*, 2e année, Paris, 1896.

protoplasma surgeant dans la même région où s'est produite la varicosité. Cette dernière supposition est d'autant plus probable que la finesse de la paroi des perles, l'ampleur et la transparence de leur vacuole centrale sont absolument corrélatives de leurs volumes. Plus la perle est grosse, plus sa vacuole est volumineuse et transparente, et plus sa paroi est mince. Mais l'objection la plus grave à lancer contre l'hypothèse de Renaut, c'est que ces varicosités, en particulier les grosses et creuses, ne sont que des produits artificiels. Nous donnerons les preuves de cette assertion en traitant des altérations éprouvées par les expansions cellulaires immédiatement après la mort.

Cette théorie du contact et de la transmission des courants entre expansions protoplasmiques n'est pas nouvelle; nous l'avions émise[1]. Il y a déjà quelques années, à titre de conjecture rationnelle, à propos de l'existence chez les reptiles d'un plexus protoplasmique puissant, péri-médullaire, ou pie-mérien et, en apparence, sans contact aucun avec des ramifications nerveuses. Des exemples en ont été décrits par Cl. Sala[2] et Lawdowski[3] dans la moelle des batraciens, et par mon frère P. Ramon[4], dans certains étages du lobe optique des poissons, reptiles et batraciens. Mais, depuis, nous avons démontré que de nombreuses ramifications nerveuses terminales existaient au contraire dans ces parages, et notre théorie provisoire du contact oblique ou longitudinal entre dendrites, qui semblait devoir faire exception à la règle de la polarité dynamique, a disparu devant la réalité. Et depuis, résolument, nous admettons comme loi physiologique invariable le rôle exclusivement récepteur des expansions protoplasmiques.

Tout n'est pas, cependant, hypothèse dans le travail de Renaut. Il contient une découverte que nous croyons positive : l'existence d'une membrane, ou si on veut d'une couche corticale différenciée autour des grandes cellules nerveuses. Laissons le liquide décrit par Renaut et séparant cette enveloppe du protoplasma. C'est à notre avis un phénomène cadavérique, dû à l'endosmose du liquide ambiant; il est hors de doute que le bleu de méthylène colore très souvent, et surtout autour des cellules dont la teinte s'évanouit,

1. Cajal, La medula espinal de los reptiles y la substancia gelatinosa de Rolando, 1891.
2. Sala Pons, Estructura de la medula espinal de los batracios, Febr. 1892.
3. Lawdowsky, Vom Aufbau des Rückenmarks, *Arch. f. mikrosk. Anat.*, Bd 38, 1891.
4. P. Ramon, El encefalo de los reptiles, 1891.

une membrane délicate, d'un bleu intense, et très nette avec les objectifs à immersion homogène. Rien n'est plus ordinaire que de l'observer jusque sur les spongioblastes lorsque la rétine a été fixée au molybdate ammonique et que les coupes ont été montées dans le baume.

Cette fine capsule périprotoplasmique a été signalée aussi par nous [1] dans les cellules géantes du lobe électrique cérébral de la torpille (méthode de Boberi); et récemment encore, dans un grand nombre de corpuscules des centres nerveux, nous avons pu en confirmer l'existence avec la méthode de Nissl en nous servant de l'apochromatique 1,60 de Zeiss, au monobromure de naphtaline [2].

Pour en finir avec cette revue critique, nous ferons quelques observations sur une assertion de Renaut, qui nous paraît inexacte, du moins dans sa généralité. Ce savant affirme que la méthode de Golgi est très inférieure à celle d'Ehrlich en ce qu'elle imprègne seulement les branches protoplasmiques épaisses, tandis que le bleu de méthylène colore les plus fines branchilles cellulaires. Ce jugement aura sans doute de quoi surprendre tous ceux qui ont eu l'occasion d'examiner une bonne préparation par le Golgi rapide ou par le Cox, des cellules pyramidales du cerveau, des cellules de la corne d'Ammon, de la moelle épinière embryonnaire, du cervelet, etc., A qui donc, ayant obtenu une imprégnation réussie de l'arborisation protoplasmique d'une cellule de Purkinje ou d'une cellule cérébrale, pourra venir le soupçon, qu'en outre des ramifications si compliquées des dendrites, laissant à peine assez d'espace pour les innombrables fibrilles nerveuses et névrogliques interstitielles, il puisse exister encore un plexus protoplasmique intermédiaire avec ou sans anastomose incolorable par le chromate d'argent?

Si M. Renaut intervertissait les rôles, et accusait le bleu de méthylène de ne pas teindre les fines expansions, il serait plus près de la vérité. Il suffit de comparer les *bonnes* préparations au Golgi avec les *bonnes* préparations à l'Ehrlich, pour se convaincre qu'en général les premières révèlent bien plus de fins ramuscules que les secondes. Sans sortir de la rétine, nous pouvons affirmer que le bleu de méthylène est incapable de colorer assez ou ne colore pas

1. Cajal, Sobre la estructura de los tubos nerviosos del lobulo cerebral electrico del Torpedo; *Revista trim. de Histol.* etc., n° 2, 1888.

2. Id., Estructura del protoplasma nervioso; *Revista trimestrial micrografica*, n° 1, 1896.

du tout : 1° les fines branches des pieds des cônes, chez les mammifères, oiseaux, reptiles et poissons; 2° les arborisations terminales des spongioblastes d'association et des cellules horizontales des oiseaux; 3° les collatérales de l'expansion descendante des bipolaires, parfaitement nettes par le chromate d'argent, et que nous avions toujours vues avec la plus absolue évidence chez les batraciens, reptiles et oiseaux il y a déjà longtemps, alors que Dogiel ne les a aperçues chez les oiseaux, avec le bleu de méthylène, que plus tard; 4° toute une série de spongioblastes à panache étoilé et très fin, existant chez tous les vertébrés; toute une foule de cellules ganglionnaires et de spongioblastes déplacés, à panache protoplasmique extrêmement délicat, etc.

Quiconque voudra se convaincre de la supériorité d'aptitude du chromate d'argent à révéler les fins ramuscules n'a qu'à comparer la variété extraordinaire des cellules ganglionnaires et amacrines. figurées dans les planches II, III, IV et V de notre grande monographie sur la rétine, avec la rareté des types reproduits par Dogiel dans ses travaux. Et remarquons bien que la plupart des cellules qui se colorent avec le bleu de méthylène correspondent à deux groupes : aux *spongioblastes*, et aux *ganglionnaires*, appelées géantes par nous, et possédant une arborisation protoplasmique ample et grossière. Kallius aussi insiste sur la pauvreté des types cellulaires colorables par le bleu de méthylène.

Néanmoins, l'affirmation de Renaut, corrigée de son exagération et limitée seulement aux effets de la méthode de Golgi (appliquée comme le font beaucoup), à la rétine, a un certain fondement. Le chromate d'argent, on le sait, ne colore pas toujours d'une façon complète les cellules de la surface des pièces, où s'est justement trop fait sentir l'action du liquide durcissant. Aussi, dans la rétine, qui est à peine assez épaisse pour qu'on puisse y parler de parties centrales ou éloignées de la surface et où, par conséquent, les excès de durcissement et les dépôts irréguliers qui en résultent sont à peu près impossibles à éviter; là, en effet, le chromate d'argent est très inconstant, il n'imprègne souvent les spongioblastes, les cellules ganglionnaires, les corpuscules bipolaires ou les cellules de Müller que d'une manière partielle. Il faut donc, et de toute nécessité, travailler dans les rétines épaisses, et en tout cas multiplier un grand nombre de fois les tentatives d'imprégnation, jusqu'à obtenir des cellules complètes et imprégnées finement.

Pour donner une idée de la patience et du temps exigés, il suffira de dire que les belles imprégnations qui ont servi à notre grande monographie de la rétine nous ont fait sacrifier plus de trois cents animaux de toutes espèces et nous ont occupé pendant près de deux ans. Il est bon d'ajouter que toutes les imprégnations incomplètes et grossières ont été systématiquement rejetées. Pour ce motif, les figures qui accompagnent le mémoire dont nous parlons peuvent lutter avec les meilleures colorations obtenues par le bleu de méthylène, dans les points similaires.

Cette inconstance de la méthode de Golgi dans la rétine est seulement relative. On peut, en grande partie, l'éliminer en usant du procédé de l'*enroulement*, qui transforme la membrane rétinienne en un bloc massif; on évite par suite les durcissements excessifs des couches superficielles et les dépôts irréguliers. Par ce mode de faire on réussit presque toujours à imprégner chez le poulet, le pigeon, le chat, le chien, le mouton, etc., et d'une façon complète, tous les éléments rétiniens y compris les cellules ganglionnaires géantes qui sont les plus réfractaires à une coloration totale, lorsqu'on procède comme d'ordinaire. Nous possédons des préparations où il est possible de suivre les expansions de certains spongioblastes sur plus d'un millimètre [1].

En quoi donc consiste cette disparité des résultats fournis par les méthodes de Golgi et d'Ehrlich? Pour quelle cause le bleu de méthylène donne-t-il en certains cas des images d'anastomoses?

Quelques-unes de ces causes d'erreur, et surtout celle provenant de l'examen de dendrites avec des objectifs insuffisants, ont été relatées déjà par Kallius, Bouin et Renaut. Mais il en est encore d'autres, et sur celles-ci nous avons porté toute notre attention. Elles dépendent de l'extraordinaire altérabilité des cellules rétiniennes, et de ce que, pendant le temps nécessaire à la fixation par l'air du pigment colorant sur les prolongements protoplasmiques, ces corpuscules éprouvent des changements considérables qui

1. Le procédé de l'enroulement a été peu étudié par les auteurs qui se sont occupés de la rétine. Ainsi Kallius dit n'en avoir pas tiré bénéfice. Hosch semble l'avoir récemment appliqué (Bau der Säugetierenetzhaut nach Silberpræparaten, *Arch. f. Ophthalmol.*, Bd XLI, Abth. III, 1895) et son manuel opératoire est résumé dans *Zeitschrift f. Wissenschaft Mikroskopie*, Bd XIII, Heft 1, 1896. Il paraît en avoir obtenu des résultats positifs, mais jusqu'à présent nous n'avons pu, pour plus ample connaissance, nous procurer le travail original.

modifient la forme et la position du dépôt colorant; ajoutons encore l'action altérante des agents fixateurs qui, s'ils le sont pour la matière tinctoriale, ne le sont point pour le protoplasma nerveux.

Les altérations les plus capitales offertes par les cellules teintes au bleu de méthylène sont au nombre de deux ;

1° La production de varicosités coalescentes;

2° Les dépôts de couleur, soit à la périphérie des fibres, soit dans le ciment intercalé entre fibres ayant même trajet et se trouvant au contact.

A. *Altérations variqueuses des expansions nerveuses et protoplasmiques.* — Dogiel et tous les observateurs qui ont travaillé au bleu de méthylène, soit chez les vertébrés, soit chez les invertébrés, décrivent et représentent comme fortement variqueuses les expansions protoplasmiques fines à l'égal des branchilles nerveuses terminales délicates. Selon Dogiel [1] ces varicosités formées, croit-il, par une masse centrale claire et une matière chromophile accumulée surtout aux pôles, seraient des dispositions préexistantes, opinion que Bouin et Renaut semblent aussi partager. D'autres savants, au contraire, se montrent plus réservés. Ainsi Allen [2], dont les recherches ont pour objet le système nerveux des invertébrés, assure que les épaississements observés dans les branchilles nerveuses sont des productions artificielles, débutant par les fibres les plus fines et se poursuivant le long des plus grosses. Cet aspect variqueux surviendrait rapidement à la suite de toute espèce d'action mécanique. V. Kölliker, dans son récent livre sur les centres nerveux, considère les varicosités des expansions protoplasmiques comme produites artificiellement, du moins pour ce qui a trait aux éléments adultes. Quant à nous, si au début nous avions admis la préexistence de ces varicosités, aujourd'hui, après mûre réflexion, nous nous voyons obligé d'adopter le jugement de Kölliker.

Telles sont les raisons qui appuient cette opinion :

1° L'aspect des fibres nerveuses de la rétine colorée au bleu de méthylène change à mesure que se prolonge l'exposition à l'air. Dans la figure 36, pl. XV, nous reproduisons les principales variétés de

1. Dogiel, Die Struktur der Nervenzellen der Retina, *Arch. f. mikrosk. Anat*, Bd XLVI, 1895.

2. Allen, Studius on the nervous system of crustacea, *The quarterly journal of microscopical science*, 1893.

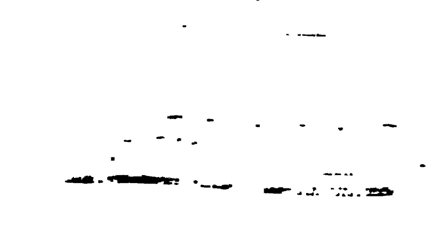
varicosités des fibres de la couche du nerf optique chez le pigeon. Lorsque la coloration commence, les varicosités sont rares, petites, massives et allongées (*a*); puis elles grossissent et se ramassent : un espace clair apparaît à leur centre (*b*); enfin cet espace, ou vacuole centrale, augmente notablement de volume, doublant et triplant parfois (*b*), jusqu'à aboutir à la rupture de la couche chromophile et à la sortie du liquide transparent (*c*).

Nous représentons en *e* l'aspect que prend la matière chromatique dans les préparations fixées au picrate d'ammoniaque, aspect déjà figuré par Dogiel, Allen et d'autres. Cette décomposition de la matière chromatique en grains se voit rarement, au contraire, par fixation au molybdate.

Toutes ces altérations ne sont point l'œuvre des agents fixateurs. On les voit sur les rétines fraîches, non fixées, à l'examen avec des objectifs à immersion. Ainsi, dans la rétine du lapin ou du cobaye, il est des plus facile de reconnaître que les varicosités des tubes nerveux, comme celles des prolongements protoplasmiques, sont tout d'abord massives et uniformément colorées par le bleu de méthylène; puis elles se vacuolisent, à mesure qu'elles croissent en nombre et volume, le liquide de leur centre étant tout à fait incolore; enfin on remarque, ainsi que l'ont fait déjà Allen et Renaut, que les varicosités sont d'autant plus précoces et nombreuses que les fibres sont plus fines. Parfois, surtout si des pressions ont été exercées sur la préparation fraîche, les varicosités entrent en coalescence les unes avec les autres, et même elles se rompent, la paroi brisée donnant issue au liquide vacuolaire (pl. XIII, fig. 22).

2° Lorsqu'on étudie la rétine du pigeon ou du poulet, après fixation et imprégnation rapide au chromate d'argent, on a l'attention attirée par ce fait que, dans les portions où le mélange osmiobichromatique a pénétré tout d'abord, les fibres nerveuses manquent complètement de varicosités et que celles-ci, au contraire, deviennent vraiment énormes dans les points où le fixateur a le plus tardé à porter son action. Il en est de même des expansions protoplasmiques fines sur lesquelles les varicosités, n'existent pas, ou sont toujours moins grosses et moins abondantes qu'avec la méthode d'Ehrlich. Mais il faut excepter les varicosités des arborisations nerveuses terminales, que jamais nous n'avons vues absentes, ni par le chromate d'argent ni par le bleu de méthylène (arbori-





…erbach, dans les préparations par
…éloquente. Avec le Golgi, les fibres
…ganglion, ou engendrent les nerfs
…nes de varicosités, ou accusent tout
…usiformes. Par contre, avec l'Ehrlich,
…es les fibres sont extrêmement vari-
…rfois à des files de sphères creuses ou
…nts incolores et presque invisibles. De
…avec toujours les mêmes résultats, peu-
…ous les points où les deux méthodes peu-

…cosités et des vacuoles commence, nous
…ansions protoplasmiques les plus fines, se
…nerveuses délicates et leurs arborisations et
…ux épais cylindres-axes; elle n'atteint les
…miques relativement grosses qu'en dernier
…aire et les origines des grands appendices
…amment indemnes de cette altération [1].
…laments protoplasmiques parallèles et en con-
…se croisant à angle aigu, les altérations cadavé-
…plus voisins de ces filaments se traduisent par
…aires ou, pour mieux dire, par des masses colo-
…à l'intérieur desquelles il est impossible de dis-
…es filaments composants. La matière cyanophyle
…à occuper une place de plus en plus grande, à
…ltère, aussi n'est-il pas étrange que là même où
…ment contact, mais simple voisinage, les intumes-
…ces adhèrent entre elles par une sorte de coales-
…une l'apparence de la continuité substantielle entre
…rovenance diverse. Et si de telles coalescences ne se
…ntre les fibres nerveuses épaisses, comme celles du
…ns la rétine, par exemple, cela tient à ce que, sur ces
…icosités ont un volume relativement moindre et se

…expliquer ce fait en supposant l'existence autour des expansions d'une
…que d'autant plus mince et extensible que les expansions elles-mêmes
… Dans les grosses expansions, la membrane plus résistante s'opposerait
…tion irrégulière de la matière cyanophyle. Ce phénomène
…dans les expansions délicates par suite de la minceur
…te. — Quoi qu'il en soit il n'y a point encore d'explication
…la vacuolisation.

trouvent, en outre, séparées par des faisceaux de fibres névrogliques.

Ces adhérences n'expliqueraient qu'un nombre relativement petit d'anastomoses s'il était démontré que les expansions protoplasmiques se croisent toujours à angle aigu ou droit. Mais rien n'est moins commun que de voir aussi des contacts longitudinaux, d'où des semblants d'anastomoses entre filaments protoplasmiques émanés de cellules ganglionnaires voisines ou entre des prolongements protoplasmiques et des fibrilles terminales de spongioblastes. Dans le magma granuleux de couleur bleue, qui résulte de la fusion des masses cyanophiles des fibres soudées, il est tout à fait impossible, même avec l'apochromatique 1, 40 de Zeiss, de définir les limites de chacun des composants. Heureusement l'apparition d'une fissure incolore ou d'une maille allongée, et plus loin la séparation des fibres adossées, qui, d'ordinaire, ont une direction opposée, enlèvent tout doute, et nous évitent de tomber dans l'erreur.

Les exemples d'accolement longitudinal fourmillent chez les mammifères, au niveau des plans de ramification des cellules ganglionnaires, et chez les oiseaux dans le second étage de la couche plexiforme interne où les spongioblastes mitraux ou de Dogiel répandent leurs très longues ramifications variqueuses.

Des anastomoses apparentes se trouvent reproduites dans la planche XIII, fig. 19, 20, 21, 24. En *A*, fig. 19, une expansion protoplasmique paraissait s'arrêter par suite de son anastomose avec une autre de direction perpendiculaire à celle de la première. L'objectif 1,40 permit de résoudre cette anastomose en une fusion de varicosités de ces expansions; il démontrait aussi la coloration incomplète du trajet ultérieur de l'une des dites fibres (fig. 20.) — Dans la même figure 19, en *B*, l'union apparente se transformait, sous le fort grossissement, en soudure longitudinale de masses cyanophyles appartenant à des filaments accolés, mais se séparant plus loin. Dans la figure 24, où sont dessinés quelques prolongements des cellules de Dogiel, chez le pigeon, nous trouvons un exemple typique de fusions multiples longitudinales, par soudure de varicosités. La fibre *a*, très fine et venant dans une direction presque perpendiculaire à deux grosses expansions, se ramifie, et ses branches s'adossent aux grosses expansions, mais en suivant un trajet distinct; car, tandis que les unes remontent vers le tronc protoplasmique, les

autres se portent dans le sens de la ramification. La matière chromophile se fusionnait totalement en *c* et *d*, et l'illusion d'une anastomose était complète.

Dans le cas cité plus haut d'anastomose apparente entre certains spongioblastes et l'arborisation des fibres centrifuges, la soudure des matières cyanophyles est si parfaite (peut-être à cause du gonflement excessif des varicosités de l'arborisation nerveuse terminale) que les plus forts apochromatiques ne peuvent en venir à bout. L'erreur est d'autant plus facile que la portion enveloppée du spongioblaste et la ramification nerveuse enveloppante sont seules colorées. Ce phénomène nous pousse à appeler l'attention sur une autre grave cause d'erreur dans la méthode d'Ehrlich : *Souvent, et surtout lorsque la coloration commence à pâlir, dans le corps cellulaire, le pigment tinctorial diffuse et passe dans les éléments voisins, sans en excepter le ciment unitif; il se produit là des imprégnations partielles qui peuvent donner lieu aux anastomoses les plus étranges* (fig. 24.)

Dépôt de couleur autour des fibres. — L'interprétation peut encore se trouver faussée par l'épaississement acquis, dans certains cas, aussi bien par les expansions protoplasmiques que par les fibres nerveuses. Cet épaississement est produit par des sortes de croûtes colorées, dépendant soit de l'extériorisation totale de la matière cyanophile, soit de déplacements de couleur artificiellement provoqués par les agents fixateurs. Lorsque ce phénomène a lieu, on voit, avec un objectif à immersion homogène, que les fibres nerveuses coupées transversalement ont un axe clair, incolore, finement granuleux, et tout autour une croûte plus ou moins épaisse de bleu de méthylène. Cet encroûtement de couleur se distingue encore mieux sur les expansions protoplasmiques coupées transversalement (pl. XV, fig. 47). Mais sur les branchilles plus fines et variqueuses, il n'est guère facile de le reconnaître, à cause de son extrême minceur dans les points intermédiaires aux varicosités.

L'effet de ces changements dans la place de la couleur est important à considérer. Grâce à l'encroûtement périphérique, capable aussi de soudure, comme les varicosités, grâce à l'augmentation subséquente de diamètre des expansions, quelques prolongements protoplasmiques de grande ou moyenne épaisseur qui marchent proches l'une de l'autre, ou se touchent, semblent anastomosés.

Toutes ces apparences et beaucoup d'autres encore, que pour abréger nous ne dirons pas, prouvent que :

Les expansions nerveuses et surtout protoplasmiques sont extraordinairement vulnérables. Quelques minutes après avoir été mises à découvert, et bien avant le début d'action du bleu de méthylène, ces expansions sont le siège de phénomènes de coagulation irrégulière, de dissociation de substances protéiques pouvant donner lieu aux erreurs les plus grossières lorsqu'il s'agit d'expansions en contact. Ces altérations ne se montrent presque jamais dans les bonnes imprégnations par le chromate d'argent, parce qu'au préalable les tissus sont soumis au grand pouvoir fixateur du mélange osmiobichromatique, d'où absence de grosses varicosités et de coalescences (comme l'a fait remarquer W. Krause, ce réactif fixe parfaitement, même la forme des cônes et des bâtonnets).

Telle est la raison pour laquelle la méthode de Golgi, *dans les bonnes préparations*, ne donne jamais ou presque jamais d'apparence d'anastomose. Ses dépôts étant très fins, et non granuleux comme ceux du bleu de méthylène, voilà pourquoi les expansions imprégnées sont plus fines, plus lisses et plus régulièrement cylindriques.

En réalité, la question des anastomoses ne peut être résolue par la seule étude de la rétine. Pour trancher le différend, il faut considérer l'ensemble des observations que nous possédons sur la morphologie et les connexions de tous les éléments nerveux. On arrive alors à cette conclusion, que si, dans quelques cas, dans certains corpuscules rétiniens, il pouvait exister des anastomoses, on devrait réputer ce fait comme exceptionnel et n'infirmant en rien la nombreuse série de raisons qui nous forcent à admettre dans les centres nerveux la présence de terminaisons libres.

Ces raisons, les voici :

1. — Les corpuscules nerveux embryonnaires, d'après les recherches de His, Lenhossek et les nôtres, possèdent dans les premières phases de leur développement des expansions à terminaison libre [1].

1. Renaut, dans son travail précité, semble accepter l'existence d'anastomoses par analogie avec ce qui se passe dans les éléments du corps de Malpighi cutané. mais seulement entre les cellules nerveuses de même origine ou entre ceux que cet auteur appelle *groupes isogéniques*. Mais, pour la validité de cette interprétation, il faudrait que les cellules nerveuses, pendant leur phase germinale, se segmentassent incomplètement et qu'il subsistât entre les neuroblastes de même origine des ponts de communication. Aucune méthode n'a permis de confirmer pareille chose, à His, à Lenhossek, à Retzius et à nous-même, quoique nous soyons tous parvenus à imprégner dans leurs phases les plus précoces les neuroblastes de la moelle épinière.

2. — Dans la moelle embryonnaire et adulte, dans le cervelet, le cerveau, la corne d'Ammon, le corps strié, le bulbe rachidien, le grand sympathique, la rétine, etc., la méthode de Golgi, et la méthode de Cox montrent la liberté absolue des arborisations nerveuses et protoplasmiques. Et la preuve qu'au delà du point où cesse l'imprégnation il ne doit point exister de fibrilles incolorables disposées en réseau, c'est que les expansions se terminent toujours dans les mêmes parages et toujours avec la même forme. Rappelons, pour exemples, les ramuscules secondaires protoplasmiques des cellules de Purkinje, dont la brièveté et le mode de terminaison sont toujours et absolument les mêmes; les arborisations digitiformes des grains du cervelet toujours identiques, le panache périphérique des cellules mitrales du bulbe olfactif, etc.

3. — Quand, comme S. Meyer [1], on colore au bleu de méthylène les cellules centrales, on voit toujours les expansions protoplasmiques complètement libres.

4. — Le bleu de méthylène, appliqué par Retzius à la moelle épinière des poissons, fournit aussi des images où les expansions protoplasmiques sont indépendantes, comme par le chromate d'argent.

5. — Dans la rétine, la méthode d'Ehrlich, d'après les observations de Kallius, Bouin et Renaut, permet de voir que l'immense majorité des dendrites se terminent librement. Les apparences d'anastomoses, relativement rares, peuvent s'expliquer soit par des altérations *post mortem* des fibres, soit par des erreurs d'examen.

6. — La doctrine des neurones donne une explication satisfaisante d'un fait bien connu par les anatomo-pathologistes; nous voulons parler de la dégénération des fibres nerveuses lorsqu'on les sépare de leur cellule d'origine. Au contraire, la théorie des réseaux intercellulaires rend impossible toute interprétation rationnelle des résultats de la méthode de Gudden et de celles des dégénérations

1. S. Meyer, Die subcutane Methylenblauinjection, ein Mittel zur Darstellung der Elemente des Centralnervensystems, *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd XLVI, 1895. — Nous avons récemment imprégné par le bleu de méthylène les cellules cérébrales des oiseaux, les cellules de Purkinje, etc. Quand l'intensité de coloration est suffisante, les prolongements protoplasmiques se montrent sous le même aspect que dans les préparations au Golgi. Ce que, entre autres, ce procédé a confirmé absolument, c'est l'existence des épines collatérales, niées par Kölliker et Meyer, qui les attribuent à des dépôts irréguliers de chromate d'argent.

secondaires. Et la difficulté va si loin, avec cette théorie, que le pathologiste, tout en l'admettant, est obligé de n'en pas tenir compte et de décomposer le système nerveux en unités dynamiques, c'est-à-dire en territoires cellulaires correspondants aux fibres ou cellules auxquelles se limitent les dégénérations ou atrophies causées par la section ou l'arrachement des tubes nerveux.

7. — Les investigations faites par Retzius et V. Lenhossek chez les invertébrés prouvent que les deux méthodes de Golgi et d'Ehrlich montrent, d'une façon concordante, la ramification libre dans la substance punctiforme de Leydig, des arborisations nerveuses terminales. Ce mode de terminaison a reçu confirmation de la part d'Allen et Bethe, qui ont aussi employé le bleu de méthylène.

8. — Même si, dans quelques cas, on démontrait l'existence de ponts protoplasmiques intercellulaires, cela n'altérerait pas profondément notre conception de la morphologie et du fonctionnement des cellules nerveuses. Au point de vue anatomique, il n'y aurait qu'à considérer ces ponts comme des fusions secondaires, survenues à l'époque adulte ou à des périodes relativement tardives; au point de vue physiologique le rôle dynamique des dendrites n'éprouverait aucune modification essentielle; car, fusionnées ou non, ces dernières auront pour mission de recueillir les courants, par leur contact avec les arborisations nerveuses, et de les conduire au corps de la cellule. Ainsi, par exemple, si nous admettons que les expansions protoplasmiques des cellules ganglionnaires de la rétine possèdent une conduction cellulipète (et il est nécessaire de l'admettre), pour transmettre aux centres le mouvement engendré dans les cellules visuelles, si nous admettons cela, la présence d'anastomoses entre dendrites devient rien moins qu'une disposition superflue.

9. — Enfin, et c'est là un argument de pur bon sens, s'il y a continuité substantielle entre les ramifications du cylindre-axe et les expansions protoplasmiques, pourquoi les cellules, en couvrant d'énormes étendues avec leurs ramifications, multiplient-elles d'une façon si extraordinaire leurs contacts mutuels? quel pourrait être le sens de ces plexus, immenses sièges de contact, des zones plexiformes de la rétine?

Puisqu'il est démontré que ce luxe de ramifications ne vise point à la nutrition des cellules, il devient impossible de comprendre la présence et la concentration de ces plexus en des régions déterminées. Un seul ou plusieurs ponts protoplasmiques de communica-

tion intercellulaire directe aurait assuré mieux encore la conduction des courants, avec économie de protoplasma, et sans cet étalage inutile de formes compliquées.

Bien entendu, nous n'accordons pas une bien grande force à cet argument, quelque peu entaché de téléologie; car si, en réalité, ces anastomoses étaient établies d'une façon irrécusable et à l'état vivant, aucune *raison a priori* ne pourrait prévaloir. Mais tant qu'on ne produira pas de preuves décisives du fait, nous croyons qu'il est licite d'appeler, à l'appui de la théorie de l'indépendance cellulaire, tous les arguments et inductions suggérés par l'étude de l'anatomie et de la physiologie des cellules nerveuses.

Madrid, le 15 juillet 1896.

(*Traduit sur le manuscrit espagnol*, par le Dr. L. Azoulay.)

Explication des planches XII à XV.

PLANCHE XII

Fig. 1. — Coupe de la rétine du chat nouveau-né. — Méthode de Golgi, imprégnation double, enroulement. — *a*, cellule épithéliale avec deux noyaux à la file; a_2, cellule épithéliale avec deux noyaux côte à côte; *b*, cellule épithéliale avec noyau périphérique; *c*, cellules épithéliales communes, dont le noyau git dans les régions moyennes de l'épaisseur de la rétine; *d*, cône embryonnaire, à la phase unipolaire; *e*, bâtonnet dans la même phase; *f*, bâtonnet dont le corps est situé profondément; *g*, cône à la phase bi-unipolaire; *h*, cellule amacrine; *i*, cellule ganglionnaire; *j*, amacrine déplacée; *k*, cône embryonnaire avec un corps voisin de la couche plexiforme externe; k_2, bâtonnet de caractères analogues; *l*, cellule horizontale embryonnaire; *m*, bi-unipolaires embryonnaires?

Fig. 2. — Rétine du chat de 4 jours, même méthode de coloration. — *a*, corps du bâtonnet; *b*, corps du cône; *c*, cellule horizontale externe; *e*, son cylindre-axe fin.

Fig. 3. — Cellule horizontale très embryonnaire; elle ne montrait pas encore d'orientation dans le plan horizontal et était munie d'une grosse expansion dirigée vers la périphérie.

Fig. 4. — Une cellule horizontale embryonnaire externe. — Chat de 2 jours.

Fig. 5. — Cellule horizontale interne pourvue d'un cylindre-axe terminé par un cône de croissance. — Chat de 4 jours.

Fig. 6. — Une cellule horizontale externe munie d'un cylindre-axe fin. — Chat de 2 jours.

Fig. 7. — Cellule horizontale externe à cylindre-axe plus épais. — Chat de 2 jours.

Fig. 8. — Autre exemplaire de cellule horizontale, plus avancé. — Chat de 4 jours, vue à plat ou très obliquement.

Fig. 9. — Grosse cellule horizontale interne, pourvue d'un épais cylindre-axe et d'expansions protoplasmiques ascendantes et descendantes. — Chat de 4 jours.

Dans toutes ces figures, sauf la figure 8, les cellules sont vues de champ, c'est-à-dire sur des coupes perpendiculaires à la rétine. Elles sont aussi disposées de façon que les expansions qui, dans les dessins, se portent vers le haut, pénétraient entre les grains externes, sur les préparations mêmes.

Fig. 10. — Cylindre-axe et arborisation nerveuse terminale d'une cellule horizontale interne. — Chat de 8 jours. — La coupe, qui est un peu oblique, montre presque à plat cette arborisation.

Fig. 11. — Cellule horizontale interne ou grande du chat de 8 jours. On y voit le cylindre-axe qui est si long qu'on ne peut facilement le suivre jusqu'à sa terminaison. Les expansions protoplasmiques ascendantes se sont raccourcies et régularisées.

Fig. 12. — Cellule qui était située dans la couche des spongioblastes ou amacrines, et qui pourrait être un spongioblaste d'association. — *a*, ses expansions protoplasmiques; *b*, expansion ressemblant à un cylindre-axe.

Fig. 13. Cellules bipolaires de la rétine du chat de 8 jours. — *a*, bipolaire pour bâtonnets; *b*, bipolaire pour cônes.

PLANCHE XIII

Fig. 14. — Coupe un peu oblique de la rétine du moineau. — On a réuni dans cette figure des spongioblastes d'association et diverses cellules trouvées chez les passereaux. — *a*, amacrines d'association à tige courte; *b*, amacrines d'association à tige longue; *c*, point d'émergence de l'expansion fonctionnelle; *c*, son arborisation terminale aplatie; la coupe étant oblique, cette arborisation se voit presque de face; *g*, amacrine à panache fin, serré et variqueux; *h*, arborisation terminale des fibres nerveuses nées des cellules horizontales; *i*, cellule horizontale aplatie d'où proviennent peut-être les fibres nerveuses précédentes; *j*, amacrines déplacées; *l*, amacrine bi-unistratifiée à longs ramuscules; *m*, amacrine tristratifiée, à ramuscules plus courts et variqueux, *n*, grande cellule amacrine dont les expansions d'abord épaisses, deviennent très fines, comme des cylindres-axes.

Fig. 15. — Deux arborisations nerveuses de spongioblastes d'association du *verdier*. — Objectif, 1, 40 Zeiss. Vue à plat.

Fig. 16. — Cylindre-axe et arborisation terminale d'un spongioblaste d'association chez le pigeon. — Coupe un peu oblique. — Objectif E, Zeiss.

Fig. 17. — Cellules bi-unipolaires du poulet. — *a*, cellules altérées, par retard dans la fixation; *b*, cellule normale ou presque, fixée vivante, son siège étant à la surface de la pièce (procédé de l'enroulement).

Fig. 18. — Cônes et bâtonnets du pigeon, colorés au bleu de méthylène, et fixées au molybdate d'ammoniaque. — *o*, bâtonnet; *n*, fibre et corps du cône; *p*, pied du cône; *q*, pied du bâtonnet; *m*, limitante externe; *l*, bâtonnets et cônes proprements dits, semblant avoir même morphologie.

Fig. 19. — Deux cellules ganglionnaires de la rétine du pigeon. — Coloration au bleu de méthylène, fixation au molybdate d'ammoniaque; Object. C de Zeiss. — *a*, corps cellulaire; *b*, cylindre-axe; *c*, ramuscules variqueux semblant se terminer librement. *A* et *B*, régions où il semble exister des unions substantielles.

Fig. 20. — Le point *A* de la figure 19, examiné avec l'objectif à immersion homogène 1,40 de Zeiss.

L'union apparente se résout en superposition avec coalescence de la matière cyanophile.

Fig. 21. — Le point *B* de la même figure 19, étudié avec l'apochromatique 1,40. L'union se résout en un croisement très oblique.

Fig. 22. — Ramuscule protoplasmique terminal variqueux examiné avec l'apochromatique 1,60 de Zeiss, à immersion de monobromure de naphtaline.

Fig. 23. — *b*, expansion protoplasmique des spongioblastes nerveux de Dogiel, située dans le second étage de la couche plexiforme interne (rétine de pigeon); *a*, une autre expansion plus ténue, émanée d'un autre corpuscule probablement de même espèce; *c* et *d*, varicosités fusionnées donnant l'impression d'anastomose; *e*, fentes révélatrices de l'accolement.

PLANCHE XIV

Fig. 24. — Corps d'un spongioblaste, de forme mitrale, duquel semblaient procéder, par diffusion de la couleur, diverses expansions ascendantes — coloration au bleu de méthylène.

Fig. 25. — Fibres centrifuges de la rétine du pigeon. — Méthode d'Ehrlich-Dogiel. Les arborisations nerveuses centrifuges étaient seules imprégnées; *a*, arborisation pauvre en ramuscules; *b*, arborisations plus complexes, en forme de nids; *c*, fibre longue ascendante.

Fig. 26. — Rétine de pigeon, même méthode. Les fibres centrifuges se sont colorées en bleu foncé, les cellules amacrines enveloppées, en bleu pâle; *d*, cellule nerveuse de Dogiel; *e*, amacrine enveloppée, isolément imprégnée; a_2, amacrines enveloppées de l'arborisation nerveuse terminale; *h*, fibre ascendante pour les spongioblastes les plus haut placés; *f*, tronc de la fibre centrifuge; *g*, fibre centrifuge bifurquée.

Fig. 27. — Rétine du *verdier*. — Méthode de Golgi. — *i*, arborisation

terminale de fibres centrifuges, pauvre en branchilles; *j*, arborisation péricellulaire; *k*, arborisation terminale plus ample; *s*, cellules spéciales de la couche des cellules bi-unipolaires; *l*, expansion pour la couche plexiforme externe; *u*, prolongements descendants ramifiés.

Fig. 28. — Fibres centrifuges de la rétine du pigeon, examinée à plat. — Méthode d'Ehrlich-Bethe. — *a*, spongioblastes qui, par la simultanéité de leur coloration avec celle des fibres centrifuges, connexionnées avec eux, donnent l'impression d'une anastomose compliquée. — *b*, arborisations isolées des fibres centrifuges, examinées avec l'obj. 1,30 de Zeiss et l'ocul. 4. On voit que, pendant leur trajet horizontal, ces fibres sont très variqueuses, et que la plupart des ramifications terminales ont leurs extrémités libres, avec un épaississement.

Quelques-unes des fibres, comme *c*, se bifurquent avant de fournir l'arborisation terminale.

Fig. 29, 30, 32 *et* 33. — On y a représenté des fibres centrifuges de la rétine du pigeon, vues de champ, sur des coupes perpendiculaires avec l'objectif, 1,40, de 2 millimètres de foyer, de Zeiss et l'oculaire 8.

On voit avec une merveilleuse netteté les branchilles se terminer librement, et presque toutes les anastomoses apparentes se résoudre en simples superpositions; *n*, spongioblaste enveloppé; *p*, fibres ascendantes courtes ou basilaires de l'arborisation; *q*, fibres ascendantes longues; *r*, fibre ascendante longue terminée par une bifurcation à la limite de la couche des cellules bi-unipolaires.

Fig. 31. — Cellules amacrines ou spongioblastes enveloppés. — Rétine du pigeon. — Elles se colorent faiblement par le bleu de méthylène; on voit pourtant des expansions protoplasmiques grossières et courtes, *m*, et une longue expansion horizontale, *l*. En *o* une de ces cellules montrait une vacuole avec soulèvement de la membrane. Le même aspect est visible sur d'autres cellules (*a*, de la fig. 28).

Planche XV

Fig. 34. — Fibres centrifuges de la rétine du poulet, vues à plat, avec l'apochromatique 1,40 de Zeiss, coloration d'Ehrlich-Bethe; *a*, arborisation en massue, avec de courts appendices terminaux; *b*, arborisation plus compliquée, avec bifurcation de la fibre; *c*, petite arborisation péricellulaire; *d*, arborisation plus étendue et ressemblant à celles des pigeons; *e*, arborisation en massue, avec fines fibrilles divergentes.

Fig. 35. — Coupe transversale de la rétine du poulet. — Coloration au bleu de méthylène, fixation par le procédé de Bethe. — *a*, arborisation d'une fibre centrifuge; *b*, arborisation terminale, isolée; *c*, cellules semilunaires du premier étage, caractérisées par leurs longues et fines expansions; *d*, cellule ganglionnaire logeant dans la partie inférieure de la couche plexiforme interne (transition vers les cellules de Dogiel); *f*, autre fibre centrifuge dont l'arborisation donne un ramuscule éloigné du spongioblaste enveloppé; *e*, cylindre-axe et arborisation aplatie terminale d'un spongioblaste d'association.

Fig. 36. — Divers aspects des fibres nerveuses de la rétine colorées au bleu de méthylène et fixées au molybdate. — Obj. 1,40 de Zeiss; ocul. compensateur 8. — *a*, fibre peu altérée, à varicosités fusiformes et pleines; *b*, *c*, formation des varicosités arrondies et de la vacuole qui, en *c*, s'est ouverte à l'extérieur; *d*, fibre à varicosités longues et creuses; *e*, fibre à grains chromatiques dans ses varicosités, dues à la fixation par le picrate d'ammoniaque; *f*, varicosités avec vacuoles multiples.

Fig. 37. — Cellule nerveuse ganglionnaire du pigeon, dans laquelle le bleu formait comme un encroûtement autour des expansions protoplasmiques. Obj. 1,40 de Zeiss.

ÉTUDE

SUR

LA TROISIÈME DENTITION

CHEZ L'HOMME

PAR

le Dr **P.-E. LAUNOIS** et **A. BRANCA**
Préparateur d'histologie à la Faculté de Médecine, Médecin des hôpitaux de Paris.
Interne des hôpitaux de Paris.

I

Au cours de recherches poursuivies à l'hospice de Bicêtre en 1895 sur la dentition sénile, nous nous sommes trouvés une fois en présence d'une dent atrophique englobée dans le maxillaire inférieur d'un vieillard de quatre-vingt-quatorze ans.

Cherchant à déterminer la signification morphologique de ce rudiment dentaire, nous avons tout d'abord consulté les travaux des auteurs compétents. D'après *Sarrazin*, *Magitot*, *Poulet*, *Bousquet*, *Debierre*, *Pravaz*, notre observation devrait être rapportée à un simple retard dans l'évolution d'un follicule dentaire. Pour d'autres auteurs, il s'agirait d'un fait ou de dentition surnuméraire ou de troisième dentition. Quelques auteurs cependant ne partagent pas ces opinions extrêmes ; ils imitent la réserve prudente et l'éclectisme de *Sappey* qui fait de la troisième dentition « un simple jeu de la nature », si tant est qu'une pareille dentition puisse exister.

Au lieu des faits précis que nous espérions rencontrer dans la littérature médicale, nous n'avons trouvé le plus souvent que des affirmations brèves et presque toujours gratuites. Cette pénurie de documents nous a engagés à pratiquer d'abord un examen aussi

complet que possible du corps du délit et à essayer ensuite de le ramener par la critique à sa réelle valeur. Une telle tentative n'est pas aisée : les observations sont relativement rares ; les renseignements que l'on peut recueillir sont souvent incomplets, quand ils ne sont pas erronés. L'embryologie et l'anatomie comparée doivent être, dans cette étude, notre « fil d'ariane », et il est prudent de faire remarquer que nombre de points sont encore en litige dans ces deux branches de la biologie.

II

L'évolution normale de la dent, dans l'état actuel de nos connaissances, peut être résumée de la façon suivante.

Tout d'abord l'épithélium buccal prolifère vers la surface comme vers la profondeur. Les couches les plus externes forment le bourrelet gingival; les parties profondes s'enfoncent sous la forme d'un mur (mur plongeant ou lame adamantine) dans l'épaisseur des tissus mous d'où dérive la mâchoire. Puis le bord inférieur de ce mur ou lame dentaire se festonne çà et là de bourgeons cylindriques dont l'extrémité libre se renfle bientôt en massue et s'excave ultérieurement à la façon d'un fond de bouteille, au contact du paquet vasculo-nerveux qui l'aborde.

L'organe de l'émail est formé ; il comprend : 1° un épithélium interne, adamantogène ; 2° une zone moyenne dont les cellules polyédriques sont destinées à mourir de dégénérescence muqueuse ; 3° une couche externe de cellules cubiques, couche qui se relie d'abord par un cordon plein au mur plongeant et s'en isole facilement quand la lame dentaire vient à se résorber.

Au contact de ces formations ectodermiques, le mésoderme s'est différencié. Dans ses parties qui sont au contact de l'épithélium interne, il édifie une véritable papille que recouvre une couche de gros éléments piriformes, munis de prolongements. Ce sont les odontoblastes dont l'ensemble constitue la membrane de l'ivoire. En même temps un bourrelet de tissu conjonctif modelé se produit à la base de la papille ; il s'élève autour de la dent, l'enveloppe à la façon d'un sac. L'ouverture de ce sac dentaire va en se rétrécissant progressivement et se fermera complètement quand le pédicule de l'organe adamantin se sera rompu.

L'ébauche dentaire n'a plus qu'à se calcifier ; le procédé de

calcification varie dans les différents points de la dent. Au niveau de ce qui formera le cément, il s'agit d'une ossification des parties internes du sac dentaire ; cette ossification est tout à fait analogue à celle qu'on observe dans les pièces du squelette à modèle fibreux. Au niveau de l'émail et de l'ivoire futurs, il y a sécrétion et transformation de la cellule de l'émail et de l'odontoblaste ; comme l'ivoire et l'émail accolés se développent par des apports successifs, venus de leur membrane formative respective, la première couche d'émail apparaît à la face interne de la membrane de l'émail, la

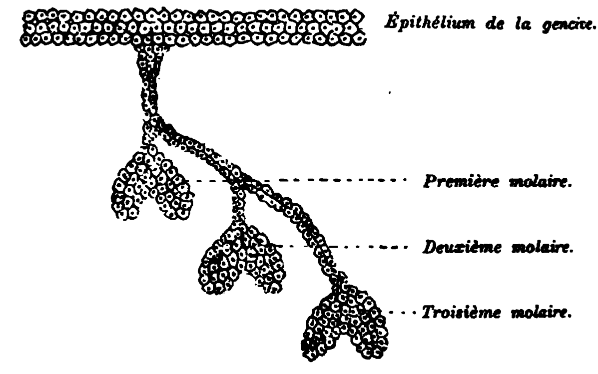


Schéma de l'évolution des 3 grosses molaires (d'après Mathias Duval).

première couche d'ivoire se forme au contraire à la face externe de la membrane de l'ivoire.

Quant aux organes adamantins des dents permanentes, ils naissent par un bourgeon greffé tantôt sur le mur plongeant, tantôt sur le pédicule de la dent de lait. Dans la majorité des cas, le follicule des dents de remplacement se forme par un dérivé du cordon de l'émail de la dent de lait ; c'est une formation paradentaire. Un des prolongements s'hypertrophie, s'allonge, se porte en arrière de la dent de lait, prolifère et devient l'organe de l'émail d'une nouvelle dent.

Comme l'a enseigné le professeur *Mathias Duval*, pour les dents qui n'en remplacent aucune, les molaires, la première a un follicule qui prend naissance directement sur l'épithélium gingival, comme les dents de lait. Le follicule de la deuxième grosse molaire naît d'un diverticule du cordon de la première. La troisième a pour origine un diverticule du cordon de la deuxième.

Cette donnée embryologique, qui a pour nous une importance très grande, peut être résumée dans le schéma ci-dessus que nous empruntons à notre maître le professeur Mathias Duval.

Telle est l'évolution embryologique des dents. Nous aurons occasion de compléter cet exposé en recherchant comment on peut interpréter l'évolution de la dent atrophique que nous avons observée.

III

La dent que nous avons observée provenait de la moitié gauche du maxillaire inférieur d'un homme de quatre-vingt-quatorze ans, mort d'une néphrite interstitielle à l'infirmerie de Bicêtre en août 1895. Le sujet avait perdu toutes ses dents à l'âge de soixante-cinq ans; sa dentition avait été complète. Nous n'avons trouvé dans son histoire clinique aucune tare propre à provoquer un arrêt de développement (tuberculose, syphilis, rachitisme, idiotie).

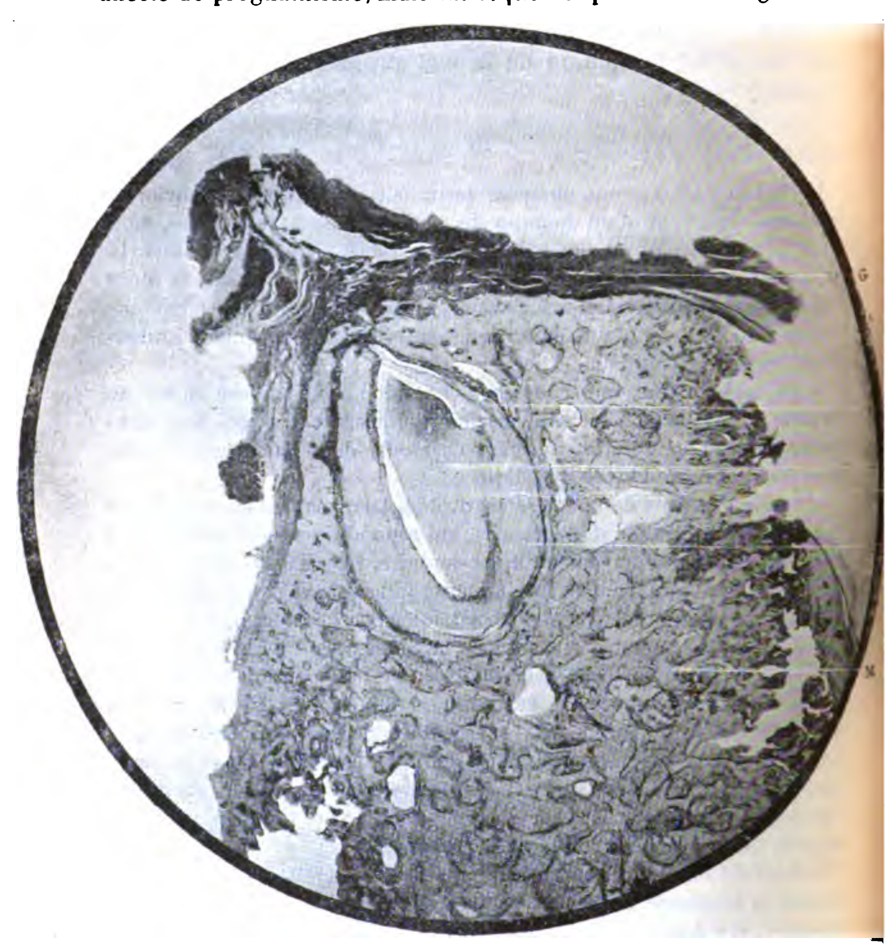
Le fragment osseux que nous avons examiné a été prélevé au niveau du point qu'occupait l'ancienne première molaire; il a été fixé dans l'acide picrique en solution saturée, décalcifié dans l'acide picro-chlorhydrique et enrobé dans le collodion.

La forme générale de la coupe est ovoïde. Au niveau du bord supérieur de l'os existe une saillie de la gencive qui répond au niveau même de la portion la plus saillante du rudiment dentaire. Le périoste est mince et se confond avec le derme de la muqueuse gingivale. L'os est dense à sa périphérie, surtout au niveau du bord inférieur de la mâchoire; il est réduit à une fine dentelle au centre de la coupe : les travées sont surtout minces et rares dans le segment inférieur de cette région centrale. La moelle osseuse est réduite à des cellules adipeuses. Les vaisseaux et nerfs sont situés à l'union des segments supérieur et inférieur de la substance spongieuse. Le rudiment dentaire est situé sous la lèvre interne du bord alvéolaire de l'os; l'os l'enveloppe en lui formant une véritable coque, incomplète sur quelques coupes. Le foramen est situé au point qui sur la dent adulte eût engaîné le collet.

La dent est unique, de forme conique, de volume extrêmement réduit puisque sa longueur ne dépasse pas 3 millimètres. Sa structure est rudimentaire; il y a une réduction totale sur toutes les parties constituantes de la dent. On retrouve sur la coupe un bloc central avec les canalicules fins, ondulés, parallèles caractéristiques de l'ivoire et une enveloppe de cément reconnaissable à ses ostéoblastes. L'émail et la pulpe semblent faire complètement défaut. Le cément forme sur la plupart des coupes une enveloppe complète; sur l'une d'entre elles il manque, probablement au niveau du point qui devrait être appelé à émerger de la gencive.

Nous croyons, après cette description, devoir insister sur deux

points : 1° la présence de la saillie gingivale que nous avions déjà notée à l'autopsie et qui était peut-être l'indice de l'éruption prochaine de la dent abortive ; 2° l'existence d'un maxillaire inférieur affecté de prognathisme, mais sur lequel les phénomènes régressifs,



Dent de troisième dentition incluse dans le maxillaire inférieur d'un vieillard de 94 ans. (Micro-photographie d'une de nos préparations faite au Laboratoire d'histologie par M. Contremoulins.)

G = gencive.
M = os maxillaire inférieur.
D = dent de 3e dentition.
C = sac dentaire.
I = ivoire.
CE = cément.

qu'on observe ordinairement dans la mâchoire des vieillards, ne s'étaient pas produits.

IV

On pourrait croire au premier abord qu'il s'agit dans notre observation d'une anomalie par excès. Ces anomalies sont parfois toutes d'apparence; il s'agit alors d'un simple retard dans l'évolution d'un germe dentaire. La dent retardée est celle qui existe; elle n'apparaît pas dans la période où les dents de sa série font éruption. D'autres fois ces anomalies sont réelles; on se trouve en présence d'une dent surnuméraire appartenant à une deuxième dentition ou en présence d'un organe de la troisième dentition. La dent surnuméraire, celle qui « fait double emploi » est bien connue. Magitot, Sarrazin ont nettement indiqué ses caractères généraux. A la mâchoire supérieure, cette dent est le plus souvent une canine; à la mandibule, c'est une dent de sagesse. Elle coexiste d'ordinaire avec la dentition définitive; elle est d'apparition précoce, et son éruption précède celle de la dent qu'elle doit doubler. La taille est exiguë, sa forme est conique, son insertion vicieuse, elle ne rencontre pas de dent qui s'oppose à elle, aussi, en raison de sa déviation, elle vient traumatiser la muqueuse et d'ordinaire son ablation s'impose. La structure est en tout comparable à celle d'une dent normale. Enfin sa présence s'accompagne souvent de prognathisme.

L'éruption dentaire qui suit la chute de la dentition définitive constitue ce qu'on peut appeler la troisième dentition. Mais cette troisième dentition peut-elle exister?

Kollmann, il y a quelque trente ans, a décrit les divisions multiples des bourgeons dentaires et il les considère comme les origines des dents temporaires, définitives et supplémentaires.

Depuis lui, *Malassez*, dans les *Archives de physiologie* de 1885, a étudié des débris épithéliaux paradentaires qui sont superficiels ou profonds. Les superficiels naissent de la gencive ou du cordon; les profonds sont originaires de l'épithélium externe de l'émail. Tous deux sont les origines de productions d'ordre pathologique.

Enfin *Albarran* (*Société anatomique*, 1887) a montré l'existence dans les mâchoires, outre les débris paradentaires de Malassez, d'un « gros amas épithélial, siégeant en haut et en arrière de la paroi du follicule définitif, né probablement du cordon épithélial de la deuxième dentition ». Cet amas épithélial ne pourrait-il être considéré comme le germe de la troisième dentition?

L'anatomie comparée, comme l'anatomie humaine, montre d'ailleurs la possibilité d'une troisième dentition. Les dents en nombre illimité des vertébrés inférieurs, leur remplacement indéfini nous semblent des arguments de quelque valeur dans cet ordre d'idées. Si on remonte plus haut dans l'échelle animale, nous voyons la dentition se compliquer de forme, en même temps que son remplacement devient plus difficile. De la *polyphyodontie* (*Pouchet*, *Chabry*, *Kukenthal*) nous passons à la *diphyodontie* (*Lataste*) qu'on observe chez la plupart des mammifères et de celle-ci à la *monophyodontie* (édentés, quelques cétacés, les grosses molaires de l'homme).

De ces données nous croyons pouvoir conclure qu'une troisième dentition est possible. Nous allons chercher, en réunissant les faits publiés et en en publiant à notre tour, à démontrer que, sans être fréquente, elle est réelle.

Pline (cité par *Gehler*) raconte que Mutianus aurait vu chez un Samothrace, nommé Zanclen, toutes les dents repousser à l'âge de cent quatre ans.

Haller (*id.*) vit une troisième dentition coïncider chez une femme avec le retour de la menstruation et celui de la coloration noire des cheveux.

Taranta (*id.*) rapporte quelques cas de troisième dentition.

Krause l'aîné (*id.*) vit son frère jumeau retrouver à vingt-six ans pour la troisième fois les deux incisives supérieures, qu'il avait perdues.

Gehler (Leipsiæ, 1786) rapporte que son très habile prosecteur perdit à quinze ans ses deux incisives et se réjouit de les voir peu après repousser.

Le même *Gehler* observa, chez une jeune fille âgée de sept ans, à la suite d'un abcès dentaire, l'élimination d'un sequestre avec deux dents (premières molaires) à racines bien formées et deux germes de dents. Trois ans plus tard il eut à donner ses soins à la même petite malade pour un nouvel abcès, qui coïncida avec l'apparition de deux nouvelles dents qu'elle garda jusqu'à trente ans.

Montzelluis (cité par *Ysabeau*), médecin allemand, vit à Clèves, en 1766, un vieillard âgé de cent vingt ans, chez lequel deux ans auparavant étaient survenues des dents.

Dufay (*Académie royale des sciences*, 1730), médecin à Port-d'Orient, vit chez un charpentier du port, âgé de quatre-vingts ans, sortir deux incisives et deux canines.

Ysabeau (*Journal de médecine*, 1766, t. II, p. 316) constata l'éruption molaire chez une personne âgée de quatre-vingt-douze ans.

Fauchard (*Le chirurgien dentiste*, 1746, t. I, chap. xxv) rapporte six observations de troisième dentition;

1° La première est celle de M. Hallé, peintre ordinaire du roy et de M. Tartanon (1723);

2° La deuxième se rapporte à Mlle Deshayes (1708), chez laquelle une première molaire inférieure droite cariée, enlevée à l'âge de quatorze ans, repoussa l'année suivante.

3° Duchemin, seize ans, fils du comédien du roy, fut obligé de se faire enlever une deuxième molaire gauche et la vit repousser au bout d'un an et demi.

4° Un domestique du collège de Plessis vit repousser deux fois une grosse molaire gauche.

5° Le cinquième fait est celui de Fauchard « ci-devant chirurgien et à présent marchand de toile rue des Déchargeurs », qui vit une première grosse molaire inférieure tombée repousser à l'âge de vingt-sept ans.

6° Une dame, à laquelle le père Paschal enleva une dent, vit à la suite d'un abcès, la dent enlevée repousser.

Diemerbrœck (cité par Blandin) vit, chez une femme d'Utrech, âgée de cinquante-six ans, repousser deux nouvelles dents à la place de deux incisives permanentes tombées.

Diemerbrœck nous apprend aussi qu'ayant perdu une de ses canines à cinquante ans, il lui en survint une autre quelques années plus tard.

Joubert (cité par Blandin) rapporte l'histoire d'une dame chez laquelle 20 dents nouvelles repoussèrent à soixante-dix ans.

Le cas de *Sennert* (cité par Blandin) est celui d'une Silésienne, chez laquelle, à l'âge de quarante ans, la ménopause une fois passée, 20 dents nouvelles de troisième dentition provoquèrent des accidents semblables à ceux de la première dentition et si violents que la malade crut en mourir.

Hunter (*Treatise on the natural history of the human Theet*, P. II, 1778) cite le fait d'une dent qui a repoussé après soixante-dix ans.

Blandin (*Thèse pour l'Agrégation d'Anatomie*, 1837), après avoir rapporté ces cinq observations, s'exprime ainsi : « Le nombre des dentitions chez l'homme est de deux; il est calculé d'après la durée

ordinaire de la vie. Les exceptions à la règle sont jeux que la nature se permet quelquefois, pour nous laisser entrevoir sa force et sa puissance. »

Arnold a observé une personne ayant eu 72 dents.

Ungebauer a vu, chez un enfant de douze ans, 12 dents être remplacées trois fois.

Montigal (*Deutsche monatschrift für Zahnheilkunde*, 1888) a observé deux faits semblables.

Mazotti rapporte l'histoire de Giula Cuppini, née à Bologne le 26 février 1870, appartenant à une famille de gens bien portants; elle a eu sa première dent de lait à un mois. La deuxième dentition débuta à six ans. En septembre 1878, elle eut un typhus abdominal qui s'accompagna d'une longue convalescence, et bientôt commença la chute de toutes ses dents à des intervalles réguliers. Les dents furent rapidement remplacées par des dents nouvelles de grandeur ordinaire; durant une période qui s'étend de la fin de l'année 1878 au mois d'avril 1880, 16 réapparurent dont les 8 incisives, les 4 canines et les 4 premières molaires. La dent la dernière tombée (canine supérieure droite) n'a qu'une couronne, elle ne présente pas de racine et offre tous les caractères d'une dent de lait. L'auteur, après une critique très soignée, croit pouvoir affirmer qu'il s'agit bien d'une troisième dentition.

Quelques autres faits de troisième dentition ont été signalés, mais, malgré tous nos soins, nous n'avons pu les résumer. Aux observations déjà anciennes d'*Hoffmann* et de *Bartolin* nous ajouterons celles de *Porta* (Caso di terja dentijione, in *Gaj. Med. it. lomb.*, Milan, 1849); de *Carter* (an example of third dentition, in *Ann. Pract.*, Louis XIV, p. 159, 1876); de *Romiti* (Uno caso di terja dentijione o iperodontogenia umana in *Bull. Soci. S. M.*, Siena, 1884); de *Forster*; de *Bunl* (*Ueber die Unter und Uberzahl in den Zahnen des menschlichen Gebiss mit Einschluss der sorgannten Dentitio Tertia in Deutsch Monastchrift für Zahnheibkunde*, 1886-87).

Des cas de quatrième dentition ont été publiés par *Eustachi*, par *Tarenta*.

Un bel exemple de cinquième dentition est celui qu'a observé d'*Ajutolo* chez un enfant de douze ans (M. R. Acad. di S. d. inst. di Bologna, 1894).

D'après *Lison* (de Douzi, Nièvre) une sixième dentition serait même possible. Dans le *Bulletin général de Thérapeutique*, 1837, XIII,

p. 190, il cite le fait suivant : Eugène Cavillon, âgé de treize ans, a eu sa deuxième dentition achevée à l'âge de neuf ans. La chute et le remplacement de ses 28 dents ont eu lieu en un temps très court. De dix à onze ans, il fait une troisième dentition; de onze à douze ans, une quatrième; à treize ans il en fait une cinquième. Au moment où l'auteur publie ce fait rare, la première grosse molaire droite inférieure tombe; elle est chassée par une dent semblable très apparente. Les dents qui tombent sont sans racines, usées, corrodées; elles tombent sans déterminer d'accidents; la chute et l'éruption se font dans l'ordre ordinaire. Les dents sont petites, blanches et régulièrement rangées.

Nous ajouterons à ces faits les deux observations suivantes :

Observation de troisième dentition chez une ataxique de trente-six ans. (Cette observation nous a été communiquée par le docteur *Achard* médecin des hôpitaux).

Chez une ataxique de trente-six ans, observée à la Salpêtrière en 1893, les dents présentaient des altérations considérables. C'était trois ou quatre ans avant que les dents eussent commencé à être malades : les unes s'étaient creusées de sillons, d'ulcérations qui avaient détruit la couronne par fragments; elles s'effritaient les unes après les autres. Ces dents malades « tombaient en poussière », suivant l'expression de la malade. Les autres s'étaient simplement déchaussées et éliminées sans altération proprement dite.

Le fait le plus curieux, c'est qu'on observait chez cette femme une dentition surnuméraire. A quelques millimètres en arrière des incisives supérieures, sur une ligne parallèle à la courbe parabolique du bord alvéolaire, se voyaient deux dents nouvelles. C'étaient deux couronnes peu saillantes, paraissant incomplètement sorties, blanches et saines et présentant un bord coupant. L'une était située à droite de la ligne médiane, en arrière de l'incisive latérale; l'autre, du côté gauche en arrière de l'intervalle qui sépare les deux incisives médiane et latérale. De plus, en promenant l'ongle sur la muqueuse palatine, on pouvait reconnaître du côté gauche, un peu en dehors de la nouvelle dent, derrière la place de la canine tombée, un petit point dur, caché sous la muqueuse qui présentait à ce niveau une coloration plus blanche. La malade éprouvait en ce point une sensation d'agacement. Il semblait qu'il y eût là aussi une dent nouvelle encore recouverte par la muqueuse et commençant à poindre. Ces dents palatines étaient apparues seulement depuis quelques mois; leur sortie s'était accompagnée de quelques démangeaisons locales et de quelques sensations incommodes, mais il n'y avait jamais eu de vraies douleurs, et leur éruption avait été en somme des plus faciles.

Le professeur *Raymond* (*Maladies du système nerveux, scléroses systématiques de la moelle*, p. 59) a fait allusion, dans une de ses leçons, à cette malade, ainsi qu'en témoigne la note suivante : « J'ai actuellement dans mon service de la Salpêtrière une tabétique qui a perdu toutes ses dents et chez laquelle trois dents nouvelles ont repoussé dans la voûte palatine à quelques millimètres des anciennes. »

Nous devons à M. *Rosenthal*, interne des hôpitaux, la connaissance du fait suivant de troisième dentition. Il s'agit d'un jeune garçon de neuf ans qui perdit, dans un court espace de temps, la majorité de ses dents de remplacement. Tout l'entourage de l'enfant était dans la désolation quand des dents nouvelles apparurent qui comblèrent inopinément les vides de la mâchoire.

Observation de troisième dentition à l'âge de neuf ans. — Georges D..., qui fait le sujet de cette observation est âgé actuellement de vingt-cinq ans.

Son père et sa mère ne présentent aucune anomalie dentaire ; il en est de même de sa sœur, qui a quelques dents obturées. Dans les premiers mois qui ont précédé sa naissance, sa mère a toujours été bien portante.

Personnellement, Georges D... n'a fait aucune maladie pendant sa première enfance. Il a eu sa première incisive à cinq mois, et sa dentition a évolué sans troubles généraux ni locaux appréciables.

A sept ans a eu lieu la deuxième dentition; elle fut normale, porta sur toutes les dents de la première et se termina pour les dents de remplacement au cours de la huitième année.

Vers l'âge de neuf ans. sans troubles de la santé, sans la moindre douleur, sans gêne de la mastication, Georges D... remarqua que les incisives supérieures et inférieures remuaient pendant les mouvements de rapprochement des mâchoires. Ces dents, devenues de plus en plus mobiles, finirent bientôt par tomber. Elles furent remplacées par de nouvelles dents formant ainsi les éléments d'une troisième dentition; elle porta sur huit dents et évolua en trois ou quatre mois.

A l'heure actuelle les dents sont belles, blanches, fortes et bien plantées. La deuxième molaire supérieure droite est un peu en retrait sur la ligne d'implantation des autres dents. La troisième molaire inférieure gauche, détruite par la carie, qui n'a respecté que le pourtour de la dent, laisse passer à son centre un bourgeon charnu assez volumineux qui détermine quelques douleurs. Quelques-unes des molaires ont dû être obturées.

Ajoutons que Georges D... a une très bonne santé et que ses fonctions digestives sont, elles aussi, en excellent état.

Tel est le bilan des observations que nous avons pu recueillir dans la littérature médicale et des faits que nous avons pu réunir. Tous ces documents sont loin d'avoir la même valeur, mais ils plaident en faveur de la possibilité d'une troisième dentition. Pour nombre d'auteurs cependant, dents surnuméraires et surtout dents de troisième dentition sont « des invraisemblances ou des faits apocryphes résultant d'interprétations erronées ». *Magitot*, en particulier, croit pouvoir rapporter toujours à un retard d'évolution les faits de troisième dentition; à l'appui de cette thèse, il rapporte deux observations de Legendre et Casse dans lesquels il en était bien ainsi. Personnellement, il a observé trois cas de retard dans l'évolution dentaire; le premier chez un vieillard de soixante-treize ans; le second chez un malade du service de Velpeau (1863); le troisième chez le docteur R...

Par contre, pour le professeur *Mathias Duval*, l'existence d'une troisième dentition paraît aujourd'hui tout au moins vraisemblable. « On a constaté, dit-il dans son cours inédit de mars 1893, que dans les dents de lait, lorsque s'est formé le germe adamantin de la dent de remplacement, il peut exister, au milieu des végétations paradentaires, un petit cordon rudimentaire. Celui-ci peut être l'origine d'une troisième dentition et le schéma de cette dentition anormale est en tout comparable à celui de l'évolution des grosses molaires. »

Les opinions sont partagées, et des objections nombreuses ont été faites à la possibilité et à l'existence vraie d'une troisième dentition. Il nous semble facile de répondre à ceux des auteurs qui prétendent que la troisième dentition n'est qu'une deuxième dentition retardée dans son éruption. Qu'une dentition complète ou incomplète apparaisse après son temps normal, il sera le plus souvent aisé de savoir, de par les renseignements recueillis avec soin, la valeur morphologique de cette constatation. Qu'une anomalie par excès soit restreinte, qu'elle porte seulement sur une ou deux dents, les adversaires de la troisième dentition ne manquent pas d'en faire, les uns une dent surnuméraire, les autres une dent retardaire, et ils arguent que le sujet n'avait pas remarqué l'état exact de sa dentition définitive. Mais ce qu'il faut en pareil cas opposer et distinguer, ce n'est pas la dent retardataire et la dent surnunéraire, c'est la dent retardataire d'une part et d'autre part la dent surnuméraire et l'ébauche de la troisième dentition. Or, pour qu'il y ait

dent surnuméraire, il faudrait qu'il y eût deux germes de la dent définitive greffés sur le cordon même de la dent caduque; l'un d'eux porterait l'amas épithélial plein d'Albarran.

La dent de la troisième dentition résulterait au contraire de l'évolution naturelle du germe émané du cordon de la dent permanente. Cette distinction entre l'organe supplémentaire et l'organe de troisième dentition est d'ordre théorique : sans doute, dans la pratique, en supposant que la distinction ait quelque intérêt, on pourra approximativement apprécier les deux ordres de formations.

V

D'après ces données, pourrons-nous interpréter le cas que nous avons rapporté? S'agit-il d'une dent retardataire? Nous ne le croyons pas; il serait en effet bizarre qu'une dent, unique chez un vieil édenté, eût subi un tel retard dans son éruption. Pourquoi ne s'est-elle pas montrée alors qu'elle avait toutes les raisons de se développer quand les alvéoles voisines n'étaient pas disparues? Pourquoi serait-ce une dent retardataire puisque nous n'avons relevé dans l'histoire de notre sujet aucune des causes qui d'ordinaire entravent l'évolution du germe dentaire (tuberculose, syphilis, crétinisme, idiotie, rachitisme). S'agit-il d'une dent surnuméraire de la dentition permanente? Les adversaires de la troisième dentition feraient valoir, pour le démontrer, la conicité de la dent, son siège à la région antérieure de la mâchoire, sa position vicieuse, son développement chez un prognate. Mais chacun de ces arguments peut être réfuté. Sans doute la dent s'est développée chez un prognate, mais le prognatisme était en relation étroite avec l'âge très avancé du sujet. La dent était conique; mais toute dent abortive, quelle qu'elle soit, surnuméraire ou de troisième ordre, a droit à cette forme ancestrale. Peut-on enfin tirer un argument de l'insertion vicieuse de la dent? Ce qu'on est seulement en droit d'affirmer, c'est que la dent n'a pas sa place normale parce qu'elle n'a pas fait éruption; elle s'est arrêtée dans son évolution sans dévoyer. Nous pouvons ajouter encore que s'il s'agissait d'une dent surnuméraire, cette dent eût fait son apparition avec sa sœur de la seconde dentition; elle eût précédé même l'éruption des dents dont elle aurait la structure exacte. Le siège de cette dent importe peu, car toute dent est pourvue d'un germe de troisième ordre, dont la

situation est parfois variable. Si la dent, poursuivant son évolution, eût fait éruption, elle eût percé la gencive au niveau de la lèvre interne du bord supérieur de l'os, comme le fait s'observe chez les sauriens pleurodontes. Nous avons déjà fait remarquer que la dent est conique; la conicité est la forme primordiale de la dentition qui, comme on le sait, est homodonte à son début tout au moins. La conicité s'explique encore par ce fait que cette dent est sans usage, car c'est la fonction qui imprime à la dent ses caractères comme c'est la fonction qui crée l'organe. Si la dent est petite, c'est qu'elle n'a pas trouvé les éléments nécessaires à sa nutrition. Si la dent est pleine, c'est que chez les vieillards la cavité de la pulpe se rétrécit jusqu'à s'oblitérer et que la dent se rapproche des dents pleines des vertébrés inférieurs. L'émail fait défaut; il a probablement disparu après s'être formé, car sa résorption est la règle chez les édentés.

Il est enfin un dernier argument que nous devons faire valoir, car il a pour nous une importance très grande : la dent que nous avons observée repose sur un maxillaire qui n'est pas atrophié et nombre d'auteurs ont soutenu que l'impossibilité de la troisième dentition chez le vieillard réside surtout dans l'atrophie de l'os de la mâchoire.

VI

Nous croyons qu'il est impossible de nier les anomalies par excès et qu'on ne peut vraiment les rapporter toutes à des retards dans l'évolution dentaire. C'est d'ailleurs un fait classique que, chez le nègre, on constate la réapparition atavique des dents comprises dans l'ancienne formule humaine à 44 dents (Virchow, Zuckerland, Albrecht).

Les anomalies vraies par excès sont le fait ou d'une dentition surnuméraire ou d'une troisième dentition. Sans doute il est difficile, il est même parfois impossible de dire qu'une dent en excès, atrophique ou bien développée, doit être rapportée à tel ou tel de ces groupes. Mais la chose importe peu, car dent surnuméraire ou dent de troisième dentition sont tout un : les deux organes sont issus d'un processus identique, le bourgeon d'attente peut être de deuxième ou de troisième ordre, il peut être plein ou creux. Aussi, si, dans la pratique, nous sommes réduits à faire des suppositions souvent aléatoires sur la nature originelle d'une dent en excès,

l'anatomie générale nous amène à réunir les deux formations dans un même groupe; elle les réduit à un bourgeon épithélial qui d'ordinaire reste cristallisé à l'état de bourgeon. De plus si ce germe d'attente évolue, il peut orienter son évolution dans deux directions différentes et donner naissance ou à de simples anomalies ou à de véritables tumeurs dentaires, selon que la formation cellulaire revêtira le type de la série normale ou le type de la série pathologique.

NOTE SUR UN CAS
DE
PERSISTANCE DU CARTILAGE DE MECKEL
AVEC ABSENCE DE L'OREILLE EXTERNE DU MÊME COTÉ

CONSIDÉRATIONS SUR LE DÉVELOPPEMENT DU MAXILLAIRE INFÉRIEUR ET DES OSSELETS DE L'OUÏE

PAR

A. BROCA et **O. LENOIR**

Chirurgien des hôpitaux,
Agrégé de la Faculté
de médecine de Paris.

Interne des hôpitaux,
Préparateur d'Anatomie à la Faculté
de médecine de Paris.

La pièce qui fait le sujet de ce travail provient d'un enfant mort à trois mois; le corps ne présentait pas d'autres monstruosités que celles ultérieurement décrites. La déglutition se faisait normalement.



Fig. 1. — 1/2 nature. — *Profil du côté normal.*

La figure 1 représente le profil du sujet dessiné du côté normal, avant dissection. On peut remarquer le retrait considérable de la mâchoire inférieure et la béance de la bouche.

Le pavillon de ce côté présente quelques malformations de la conque sans grande importance, peut-être sont-elles uniquement la conséquence de la mauvaise position de trois des bourgeons

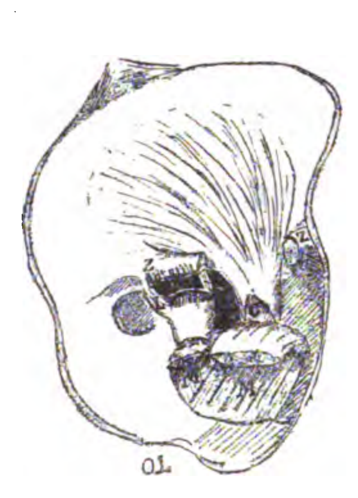


Fig. 2. — 3/4 nature. — *Dissection du côté normal.* — *ZZ*, apophyse zygomatique; *C*, apophyse coronoïde; *T*, muscle temporal; *MM*, les deux faisceaux du muscle masséter détachés et rabattus; *LL*, ligaments de l'articulation temporo-maxillaire dont la capsule a été fenêtrée.

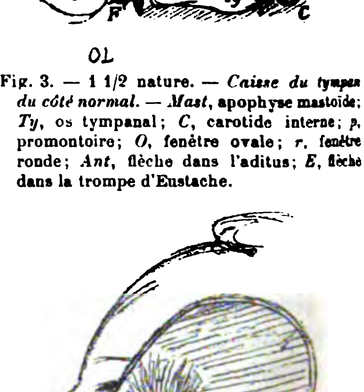


Fig. 3. — 1 1/2 nature. — *Caisse du tympan du côté normal.* — *Mast*, apophyse mastoïde; *Ty*, os tympanal; *C*, carotide interne; *p*, promontoire; *O*, fenêtre ovale; *r*, fenêtre ronde; *Ant*, flèche dans l'aditus; *E*, flèche dans la trompe d'Eustache.

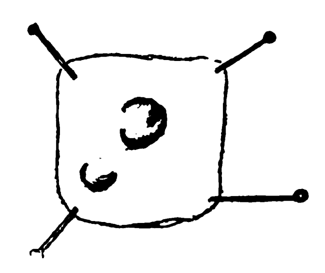


Fig. 4. — 3/4 nature. — *Rudiments de pavillon du côté anormal.*



Fig. 5. — 1/2 nature. — *Dissection du côté anormal.* — *ZZ*, apophyse zygomatique; *MM*. muscle masséter; *T*, muscle temporal; *S.M*. muscle sterno-mast.; *P*, muscle ptérygoïdien; *DI*, muscle digastrique; *H*, ligament stylo-hyoïdien; *LM*, ligament unissant l'extrémité postérieure du maxillaire à la base du crâne.

primitifs de la vie embryonnaire qui sont restés visibles en avant du conduit auditif. La dissection a bien fait voir qu'il s'agissait là de bourgeons et non de kystes congénitaux.

Du reste la dissection de ce côté (voir fig. 2), pratiquée pour nous fournir un élément de comparaison, ne nous a rien révélé

d'anormal. Les muscles masticateurs sont bien conformés; le cercle tympanal est bien dessiné; les osselets de l'ouïe sont normaux; la caisse du tympan est de proportions régulières, ainsi qu'on pourra le constater sur la figure 3.

Du côté gauche, il nous a été impossible de dessiner le profil, la pièce ayant subi avant de nous être remise un commencement de dissection.

Nous voyons cependant, sur la figure 4, que le pavillon n'est représenté que par deux ou trois tubercules, absolument identiques à ceux constatés de l'autre côté. Aucune trace de conduit auditif externe. Il s'agit donc là d'une malformation ou d'un arrêt de développement remontant à une période embryonnaire reculée, les six bourgeons qui doivent former chez l'embryon normal le pavillon n'étant apparus que d'une façon très grossière et très incomplète.

La dissection de ce côté anormal est représentée dans la figure 5. Le sterno-mastoïdien, SM, et le masséter, M, sont sensiblement normaux, ainsi que le digastrique, DI. L'arcade zygomatique Z réséquée, nous permet d'apercevoir un muscle temporal T, pâle, peu épais (comparer au côté sain), réduit dans toutes ses dimensions et se terminant au-dessous de l'arcade en éparpillant quelques maigres fibres tendineuses, qu'il nous a été impossible de suivre jusqu'au maxillaire inférieur, mal conformé pour le recevoir ainsi que nous le dirons plus bas. Les ptérygoïdiens sont représentés par la petite masse musculaire, P, à peu près indivise, s'insérant sur le maxillaire inférieur à une petite saillie placée un peu en avant du germe dentaire le plus reculé, D. Le ligament stylo-hyoïdien, H, épais, présente dans son épaisseur plusieurs noyaux cartilagineux lui donnant la consistance d'un tuyau de pipe brisé; à son implantation crânienne, il est très rapproché, difficile à séparer d'un trousseau fibreux, LM, unissant l'extrémité la plus reculée du maxillaire inférieur à la base du crâne. Ce lien est le seul vestige de l'articulation temporo-maxillaire de ce côté. Nous pouvons dès à présent noter que l'apophyse coronoïde est à peu près absente et le condyle maxillaire tout à fait rudimentaire.

Cette dissection achevée, nous avons voulu examiner le trousseau LM par l'intérieur de la bouche, ainsi que le représente la figure 6. Le voile du palais, largement réséqué, nous a permis d'arriver sur la trompe d'Eustache, E. Ce conduit cathétérisé conduisit

le stylet dans une cavité close de toutes parts, vestige évident de la caisse du tympan, vers laquelle paraissait s'enfoncer le ligament LM.

Cette convergence de la trompe et du ligament devint encore plus



Fig. 6. — 3/4 nature. — *Bouche ouverte, maxillaire inférieur fortement abaissé.* *VV*, voile du palais sectionné pour laisser voir la trompe d'Eustache *E*; *L*, langue ; *P*, muscle ptérygoïdien ; *D*, germe dentaire; *LM*, ligament unissant l'extrémité postérieure du maxillaire à la base du crâne.

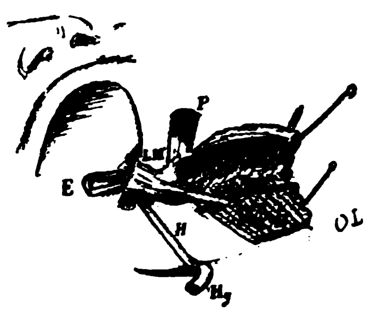


Fig 7. — 3/4 nature. — *Bouche ouverte, maxillaire gauche fortement rejeté en dehors.* — *E*, trompe d'Eustache; *Hy*, os hyoïde; *H*, ligament stylo-hyoïdien; *MH*, muscle mylohyoïdien; *MA*, maxillaire inférieur; *Me*, vestige du cartilage de Meckel, se confond en arrière avec *LM*.

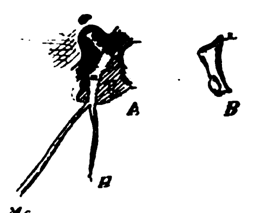


Fig. 8. — Très légèrement grossie. — *Osselets de l'ouïe.* — *A* : *Me*, premier arc branchial; *H*, deuxième arc branchial; *M*, marteau. — *B* : Détail de l'enclume malformée; *x*, apophyse pénétrant dans l'aditus.

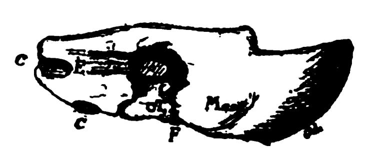


Fig. 9. — Très légèrement grossie. — *Le tympanal et la caisse du tympan.* — *Mast*, mastoïde ; *F*, trou stylo-mastoïdien ; *OTy*, os tympanal; *o*, fenêtre ovale; *E*, trompe d'Eustache; *C C*, canal carotidien.

apparente dans la préparation de la figure 7, une fois le maxillaire rejeté en dehors; on y voit, de plus, le ligament stylo-hyoïdien, H, s'enfoncer lui aussi dans le crâne en semblant se juxtaposer à LM.

Enfin, sur cette préparation, nous remarquons une ligule cartilagineuse M*e*, placée en dedans du maxillaire inférieur et du muscle mylo-hyoïdien, vestige évident du cartilage de Meckel par sa posi-

tion, ainsi que par les résultats des dissections ultérieures. La consistance de cet organe était à peu près identique à celle des segments cartilagineux du ligament stylo-hyoïdien. A sa partie postérieure il se confondait avec le ligament LM et ce n'est qu'artificiellement que nous l'en avons séparé.

Le ligament M*e*, suivi, nous a conduit dans la cavité T*y*, représentée dans la figure 8; là aboutissait la trompe d'Eustache, là aussi arrivait le ligament stylo-hyoïdien. Cette cavité tympanale rudimentaire (comparer à la figure 3) renfermait des osselets de l'ouïe mal conformés, mais cependant facilement reconnaissables.

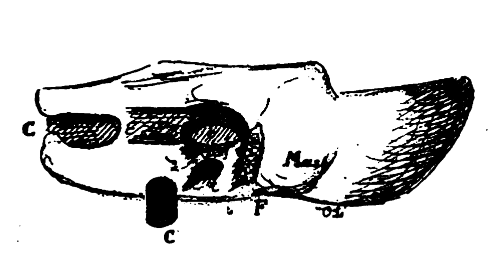


Fig. 10. — 1 fois 1/2 nature. — *Caisse du tympan, du côté malformé, le tympanal rudimentaire une fois enlevé.* — Mêmes notations que dans les figures précédentes.



Fig. 11. — 3/4 nature. — *Le maxillaire inférieur.* — C, pièce représentant la branche montante gauche, l'apophyse coronoïde et le condyle; $\alpha\alpha$, liens rattachant cette pièce au reste du maxillaire.

L'osselet *m* paraissait procéder du cartilage de Meckel M*e* et du ligament stylo-hyoïdien H, c'est-à-dire du premier et du deuxième arc branchiaux; on nous accordera sans peine, étant donnée sa configuration, qu'il représente le marteau. Et ceci d'autant mieux que l'osselet adjacent, agrandi en B, a vaguement la forme de l'enclume. On ne peut nier que cet osselet, dont on voit la facette articulaire pour *m* soit une enclume; son apophyse *x* ne s'enfonçait-elle pas dans une cavité adjacente à la caisse du tympan, véritable antre, véritable orifice des cellules mastoïdiennes?

Ces osselets enlevés, nous avons eu sous les yeux la cavité tympanale dont la paroi externe était incomplètement formée par l'os OT*y*, supposé enlevé dans la figure 8. Cette lamelle OT*y*, imparfaitement soudée en dehors avec l'apophyse mastoïde, M*ast*, en dedans avec le rocher, est le rudiment d'un os tympanal qui ne s'est pas développé

pour fournir le conduit auditif externe. C'est en *a*, dans l'échancrure visible sur le dessin, que passaient les extrémités postérieures des deux arcs branchiaux. CC est le canal carotidien, E la trompe d'Eustache, *o* la fenêtre ovale (fig. 9).

Sur la figure 10, le tympanal a été enlevé : *o* est la fenêtre ovale, *r* la fenêtre ronde, F l'orifice de sortie du facial. L'oreille interne était normale.

La figure 11 représente le maxillaire inférieur disséqué ; le côté droit est, on le voit, absolument normal. Du côté gauche, le condyle, l'apophyse coronoïde et les trois quarts supérieurs de la branche montante ne sont représentés que par la pièce rudimentaire, C, qui était englobée dans l'épaisseur de LM. Fait remarquable, C était uni au reste du maxillaire par deux trousseaux fibreux, αα, lui permettant certains mouvements sur le reste du maxillaire inférieur.

Nous rappellerons que le cartilage de Meckel était confondu à sa partie postérieure avec le ligament temporo-maxillaire, LM.

Remarques. — L'observation et les dissections ci-dessus sont intéressantes à plus d'un point de vue.

Et d'abord nous attirerons l'attention sur l'absence du pavillon et de l'oreille externe. Le tympanal était rudimentaire et malformé (voir *OTy*, fig. 9) ; il n'a pas poussé de prolongements pour former le conduit auditif osseux et, de leur côté, comme corollaire, les bourgeons, rudiments du pavillon, sont restés à l'état de vestiges grossiers.

Il est d'autre part intéressant d'avoir pu surprendre les deux premiers arcs branchiaux, figés dans leur disposition fœtale ; leur étude prête, ainsi que nous allons le voir, à des considérations curieuses.

Il est classique de considérer les deux principaux osselets de l'ouïe, marteau et enclume, comme formés par l'extrémité postérieure du premier arc branchial, l'enclume représentant l'os carré des vertébrés inférieurs, le marteau, l'articulaire et l'apophyse grêle de Raw, la partie du cartilage de Meckel qui est intermédiaire à la caisse du tympan et à la région mandibulaire. Dans notre cas particulier, le marteau est bien en continuité avec le cartilage de Meckel et le processus *Me* de la figure 8 semble bien

représenter l'apophyse de Raw; mais, d'autre part, le bloc des osselets se continue par la tigelle *H* de la figure 8 avec le deuxième arc branchial, l'arc stylo-hyoïdien. Cet arc contribuerait donc à la formation des osselets? C'est là une opinion déjà soutenue par Balfour (*Embryologie*, II, p. 528). — Il est vrai que cet embryologiste dit que l'enclume est formée par l'extrémité postérieure de l'arc hyoïdien, dont la partie moyenne forme l'apophyse styloïde. Mais Salensky a soutenu que l'enclume et le marteau naissaient d'un même cartilage.

Il nous semble résulter de nos constatations et de l'interprétation des auteurs nommés qu'il ne serait pas impossible de considérer le marteau et l'enclume comme formés à la fois par les deux premiers arcs branchiaux, le manche du marteau représentant la partie postérieure du deuxième arc.

Nous rappellerons, à l'appui de notre dire, que l'on trouve normalement, sur le plancher de la caisse, une sorte de saillie correspondant précisément au point où, sur l'exocrâne, s'insère l'apophyse styloïde. La partie du deuxième arc intermédiaire à cette saillie et au manche du marteau disparaîtrait à l'état normal. Dans le cas présent, il y avait persistance.

L'étude de notre pièce nous conduit à d'autres considérations concernant le développement du maxillaire inférieur. Du côté droit, (voir fig. 11), tout est normal et bien conformé. Du côté gauche le corps du maxillaire, normal, est continué par une pièce, C, qui lui est reliée par deux trousseaux fibro-cartilagineux, αα.

Cette pièce C n'a été séparée qu'artificiellement et difficilement du cartilage de Meckel; elle était reliée à la base du crâne par le ligament LM dans lequel était noyé le cartilage de Meckel.

S'est-elle donc ossifiée aux dépens de ce cartilage, qui aurait fourni l'apophyse articulaire et le bord postérieur du maxillaire? Nos classiques français ont peut-être trop de tendances à considérer le cartilage de Meckel comme un simple support, une charpente pour le maxillaire inférieur. Tout au plus la majorité admet-elle que son extrémité distale intervient dans l'ossification au niveau de la symphyse mentonnière.

Cependant Gegenbaur dit très nettement (*Anat. humaine*, trad. Julin, p. 250) : « Tandis que l'apophyse coronoïde du maxillaire inférieur se développe aux dépens de la même ébauche que le corps du maxillaire, l'apophyse articulaire ainsi que l'angle de la

mâchoire se forment aux dépens d'un tissu cartilagineux (cartilage de Meckel), etc... »

Pour nous résumer, nous dirons que, de l'étude de ce sujet, chez lequel les dispositions embryonnaires avaient persisté, résultent les faits suivants :

1° Il est probable que les deux premiers arcs branchiaux entrent dans la constitution du marteau et de l'enclume, l'apophyse de Raw et le manche du marteau représentant respectivement les prolongements postérieurs de ces arcs.

2° Le cartilage de Meckel intervient directement dans l'ossification du condyle et du bord postérieur de la branche montante du maxillaire inférieur.

NOTE SUR

UN MONSTRE DOUBLE SYCÉPHALIEN INIOPE

NÉ A LA MATERNITÉ D'AURILLAC

Par le Dr J. GIROU
Chirurgien adjoint de l'hôpital.

Ce monstre, appartenant à une variété rare (Tarnier et Chantreuil, *Traité des accouchements*, II), est né le 12 mars 1896 à la Maternité d'Aurillac, dans les conditions suivantes : la mère, qui se croyait enceinte de huit mois environ, sentit quelques douleurs prémonitoires du travail le 9 mars, mais la sage-femme appelée ne constata pas de commencement de travail. Le 11, les douleurs étant plus vives et plus fréquentes, elle fit appeler une seconde sage-femme, puis un de mes confrères, le Dr Cazals. Celui-ci trouva un commencement de dilatation du col, avec une grande rigidité de celui-ci, un utérus très volumineux, tétanisé, et ayant son fond très saillant en avant. Craignant un cas de dystocie, il la fit porter à la Maternité. Le 12 au matin, nous la trouvons dans la situation que notre confrère nous avait décrite, sauf que la dilatation du col était plus avancée et qu'on sentait très nettement un sommet à travers les membranes.

A quatre heures du soir, il se fit une petite rupture de la poche des eaux qui donna issue à une grande quantité de liquide amniotique. La mère sentit alors remuer l'enfant pour la dernière fois. A sept heures, la sage-femme de service rompit la poche des eaux qui s'était reformée, et l'accouchement se fit spontanément avec fort peu de douleurs, à huit heures du soir. L'enfant naquit en occipito-antérieure, la face regardant la cuisse droite de la mère. Il était mort, mais nullement macéré. Le cordon était si court que la sage-

femme dut le lier assez près de l'ombilic au ras de la vulve de la mère.

État du corps, le 13 mai à neuf heures du matin : le monstre est parfaitement bien conservé, sans début d'altération, sans détachement d'épiderme. Les membres sont fortement violacés.

L'extrémité céphalique présente une forme de poire allongée, comme la tête d'un fœtus normal né par le sommet, mais la poire



Fig. 1.

est dirigée transversalement (par rapport au plan de symétrie) avec son grand diamètre oblique de haut en bas et de gauche à droite (quand la face complète regarde en avant). C'est ce côté gauche du sommet qui s'est engagé le premier. Dans cette position du corps, on voit une figure complète à peu près normale, quoique constituée de deux moitiés appartenant à des fœtus différents; mais elle offre les particularités suivantes :

1° Elle est très régulière et symétrique; 2° elle est très aplatie : le nez, la bouche, les yeux bien constitués; les deux oreilles sont sur le même plan, et sur le même plan que la face antérieure du cou : cette face antérieure est du reste constituée par deux faces antéro-latérales soudées et se terminant latéralement au niveau

des deux colonnes vertébrales; 3° elle est entourée d'une auréole de cuir chevelu aussi étendue latéralement qu'à la partie supérieure.

Sur les côtés et le sommet de la tête, on trouve tous les os des deux crânes complètement développés, sauf les frontaux qui paraissent incomplets, et par le bord interne desquels se fait la fusion.

Si on retourne la tête du côté diamétralement opposé, on



Fig. 2.

trouve une seconde face très incomplète; elle est réduite à une sorte de 8 de chiffre, limité par le cuir chevelu. En bas, dans la boucle inférieure, sont deux oreilles externes avec pavillons bien développés et se rapprochant en bas, au niveau du lobule. Au-dessus, les cuirs chevelus se rapprochent pour s'écarter de nouveau et former la boucle supérieure du 8 : dans cette boucle est une dépression osseuse en forme de triangle isocèle vertical, à base supérieure. Les bords latéraux, longs de 2 centimètres environ, sont formés par des replis cutanés résistants (cartilages tarses) et sont bordés de cils. Ils sont réunis au bord supérieur par des embryons de caroncule lacrymale. Ce bord, long d'un centimètre environ, présente quelques cils et est formé de deux parties sail-

lantes en bas, réunies par une encoche médiane. Le fond de la cavité limitée par ces bords est tapissé par une muqueuse analogue à la conjonctive des culs-de-sac. Cet orifice nous paraît donc constitué par deux paupières supérieures (bords latéraux) et deux paupières inférieures atrophiées (bord supérieur).

Au-dessus de cet orifice, et à moins d'un centimètre de distance, existe une sorte de trompe, longue de 2 centimètres environ, recouverte d'une peau assez épaisse, présentant un raphé médian inférieur, et se terminant par un infundibulum en cul-de-sac. Cette trompe, légèrement contournée sur son axe de droite à gauche (par rapport à cette face du fœtus), paraît être constituée par les bases du nez. Tous ces organes, oreilles, œil, nez, sont superposés sur la ligne médiane.

Il paraît donc probable que, de ce côté, les squelettes des faces ont disparu, et que les deux fœtus se sont soudés au niveau des bases du crâne, ne conservant que des traces, des témoins, des organes de la face qui sont en connexion immédiate avec les os du crâne. Les oreilles seules sont complètes, parce que ce sont des organes crâniens et non faciaux.

A partir de cette extrémité céphalique jusqu'à l'ombilic, les deux fœtus sont soudés suivant leur plan antérieur. Les deux dos sont normaux ainsi que les huit membres placés symétriquement, quatre par quatre, sur les deux faces du monstre.

Les colonnes vertébrales vont en divergeant à partir de la région lombaire. Aussi les deux abdomens forment une arcade aiguë du côté de la face complète du monstre, arrondie de l'autre côté. Au sommet de cette arcade est un orifice ombilical, grand comme une pièce de cinq francs, recouvert d'un tissu analogue à la gélatine de Wharton, et occupant toute l'épaisseur antéro-postérieure de l'arcade. La partie antérieure de cet orifice (du côté de la face complète) donne naissance à deux cordons ombilicaux adossés en canon de fusil. Ces deux cordons étaient ainsi accolés sur une longueur de 10 à 12 centimètres, puis ils divergeaient sur une longueur sensiblement égale, pour aller s'insérer à 6 centimètres l'un de l'autre sur un placenta ovalaire analogue au placenta ordinaire des grossesses gémellaires. La partie postérieure de l'ombilic a une teinte fortement ecchymotique.

Les organes génitaux sont assez mal développés : sur un des deux fœtus, une vulve complète est assez reconnaissable; sur l'autre le

clitoris, énorme, présente un peu l'apparence d'un pénis atrophié, mais, au-dessous de lui, il existe un rudiment de vulve, et à la fourchette, un prolapsus muqueux, mollasse, du volume d'un gros pois.

Les anus sont normaux et normalement placés. Les ongles sont assez développés à tous les doigts et orteils, mais ils sont fort minces et n'atteignent pas encore l'extrémité des doigts. Les fœtus paraissent bien avoir atteint le développement moyen du fœtus de sept à huit mois.

Malheureusement il ne nous a pas été possible de faire l'autopsie de ce monstre.

Malgré ce manque d'autopsie, il nous a semblé intéressant de le décrire, parce que c'est une forme rare (chez l'homme) de monstre double. Avec sa suture de l'ombilic au sommet de la tête, sa face complète et sa face incomplètement développée, c'est bien un cas typique des sycéphaliens iniopes d'Isidore-Geoffroy Saint-Hilaire. Il est remarquable par la symétrie parfaite des deux fœtus, également développés, et symétriquement disposés des deux côtés du plan médian. La seule dyssymétrie est celle de la tête mais elle nous paraît due uniquement au travail de l'accouchement.

Une autre question se pose à son sujet : quelle cause a pu favoriser la production de ce monstre double? Après qu'on avait invoqué diverses théories pour expliquer la formation des monstruosités naturelles, des travaux expérimentaux, notamment ceux de M. Féré et ceux de quelques autres expérimentateurs récents ont montré le rôle considérable que paraît jouer, dans leur genèse, l'intoxication alcoolique, toxinique ou autres de leurs générateurs. Je crois que le fait actuel peut être invoqué en faveur de cette théorie.

La mère, âgée de vingt-sept ans, était fille de ferme jusqu'à son mariage. Elle a toujours été bien portante, n'a subi aucun traumatisme pendant sa grossesse. Elle est très bornée, paraît fort peu sensible, et je ne crois pas qu'aucune émotion ait pu agir sur elle. Le père, âgé de quarante ans, est un alcoolique, ainsi que plusieurs de ses frères. Il prétend cependant que les excès alcooliques sont devenus plus rares chez lui depuis son dernier mariage (février 1895), mais on peut en douter. Il résulte, en tout cas, de ses déclarations, que la conception doit très vraisemblablement remonter au soir de la fête nationale. Il y a des probabilités d'intoxication aiguë du père ce jour-là, quoiqu'il se refuse à s'expliquer sur les

motifs qui l'ont fait sortir alors de la prudence avec laquelle il usait des rapports sexuels depuis cinq mois. Avant ce dernier mariage, il avait été marié deux fois : sa première femme, tuberculeuse, est morte après un an de mariage sans enfant ; sa seconde, morte de rhumatismes articulaires, avait eu trois grossesses, la première terminée à sept mois par la naissance d'un enfant mort-né (après une marche de 45 kilomètres); les deux autres terminées normalement par la naissance d'enfants bien constitués et encore bien portants. Il ne connaît pas de malformation congénitale parmi les membres de sa famille. Il n'a jamais eu de syphilis.

REVUE GÉNÉRALE

L'ANATOMIE DU PÉRICARDE

Par A. SOULIÉ et **J. RAYNAL**

Professeur agrégé — Prosecteur

à la Faculté de médecine de Toulouse.

(Travail du laboratoire d'Anatomie.)

PLANCHE XVI.

Les recherches que nous avons entreprises sur l'anatomie descriptive du péricarde nous permettent plutôt de compléter ou de préciser certains points de détail que de donner une description nouvelle et originale de cette membrane. L'étude de l'enveloppe du cœur est présentée assez sommairement dans la plupart des traités classiques français ou étrangers, alors que cependant certaines dispositions passées sous silence étaient déjà connues de Haller, de Sénac, ou de Bichat qui les ont exposées d'une façon remarquable. Aussi, dans notre travail, en même temps que nous décrirons les particularités anatomiques qui nous ont paru présenter quelque intérêt, nous efforcerons-nous de rappeler les noms des auteurs qui les ont signalées pour la première fois.

Nos observations ont porté sur vingt-huit sujets adultes et sur une dizaine de nouveau-nés; nous avons aussi examiné quelques fœtus humains, ainsi que les animaux (fœtus ou adultes) que l'on peut facilement se procurer dans les laboratoires, recherchant si certaines dispositions, qui semblent spéciales à l'espèce humaine, n'avaient pas leur explication dans l'étude de l'anatomie comparée ou dans celle du développement de la membrane péricardique. Comme l'énumération des mesures relevées sur chaque sujet serait trop longue et présenterait un médiocre intérêt, il nous a paru préférable de donner la moyenne des mensurations obtenues.

Nous avons dû laisser de côté l'étude des rapports du péricarde avec la paroi antérieure du thorax; les particularités qu'il nous aurait été donné de signaler ne feraient que confirmer les recherches de MM. Delorme et Mignon, et ne seraient qu'un assez court résumé de leur consciencieux mémoire.

Nous étudierons successivement :

A. Le sac fibreux péricardique et ses moyens de fixité.
B. La séreuse péricardique.

A. — SAC FIBREUX PÉRICARDIQUE ET MOYENS DE FIXITÉ

I. — Sac fibreux péricardique.

Le sac fibreux péricardique, ainsi que son nom l'indique, représente une membrane de nature fibreuse doublée à sa face interne par le feuillet pariétal de la séreuse péricardique. Ce feuillet pariétal se trouve réduit dans presque toute son étendue à une couche endothéliale. Aussi, l'assimilation du sac fibreux à la duremère et de la séreuse à l'arachnoïde, établie par Bichat, se trouve pleinement justifiée. Cependant au niveau des points de réflexion de la séreuse, il est possible d'isoler, par une dissection attentive, une véritable membrane séreuse distincte du sac fibreux.

L'opinion généralement admise attribue au péricarde la forme d'un tronc de cône aplati d'avant en arrière, dont la base regarde en bas et le sommet en haut, mais il importe de faire remarquer que cette forme est tout artificielle, puisqu'elle est essentiellement celle du péricarde insufflé ou distendu. En effet, sur le vivant, en dehors de toute affection pathologique, le péricarde immédiatement appliqué à la surface du cœur doit reproduire la configuration générale de cet organe, c'est ce dont il est facile de se rendre compte sur le cadavre lorsque le cœur est moyennement injecté et possède à peu près son volume physiologique. On peut alors, dans certains cas, observer que le péricarde présente une sorte d'étranglement situé au niveau du sillon auriculo-ventriculaire, c'est-à-dire de la portion du cœur dont le diamètre reste toujours constant; ce rétrécissement apparaît encore plus net lorsqu'on distend au maximum la cavité péricardique.

En raison de la forme indiquée plus haut, nous pouvons consi-

dérer au péricarde : une face antérieure convexe, une face postérieure à peu près plane, deux bords latéraux obliques en bas, en dehors et en arrière, une base reposant sur le centre phrénique et un sommet correspondant aux gros troncs artériels.

1° *Face antérieure.* — La face antérieure, très large, apparaît dès qu'on a réséqué le plastron sterno-costal. Épaisse et résistante dans la plus grande partie de son étendue, elle présente un lieu de moindre résistance nettement accusé au niveau de sa partie supérieure, dans l'intervalle qui sépare les deux troncs artériels. En ce point le tissu conjonctif très aminci est infiltré de graisse et la séreuse fait hernie dès que l'on distend la cavité péricardique. C'est sur cette face antérieure et aux deux extrémités du diamètre vertical passant par le milieu du corps du sternum que se font les insertions fibreuses des ligaments sterno-péricardiques de Luschka Dans l'intervalle de ces ligaments quelques tractus conjonctifs l'unissent à la masse adipeuse rétrosternale; on ne les trouve que dans une étendue d'environ trois travers de doigt correspondant à la partie postérieure du corps du sternum, car latéralement le péricarde est recouvert par la plèvre médiastine. Nous n'insisterons pas sur les rapports de cette face antérieure recouverte ou non par la plèvre avec la paroi sterno-costale, et nous renverrons pour la partie topographique au mémoire de MM. Delorme et Mignon dans lequel ils sont soigneusement indiqués avec un grand luxe de mensurations.

2° *Face postérieure.* — La face postérieure, étroite, a une surface beaucoup plus restreinte que l'antérieure. Elle est accolée à l'œsophage, qui s'applique contre elle suivant son diamètre vertical. L'adhérence entre cette face et la partie antérieure du canal alimentaire se fait par une série de petits faisceaux conjonctifs qui, partis de la tunique conjonctive du tube œsophagien, vont se perdre dans le tissu du sac fibreux; ces faisceaux d'union sont quelquefois très résistants au doigt, et doivent être sectionnés par un instrument tranchant. A la partie inférieure, la limite entre la face postérieure et la base est indiquée par quelques fibres connectives qui passent du péricarde sur le diaphragme, comme le représente la figure 5. A la partie supérieure, la continuité entre la face postérieure et le sommet du péricarde se fait au point de bifurcation de l'artère pulmonaire et le long de la branche droite de cette artère. A ce niveau, la membrane fibreuse se divise en deux feuil-

lets : un feuillet profond, qui s'insinue au-dessous de l'artère et se confond avec sa gaine, et un feuillet superficiel beaucoup plus épais qui va contribuer à former le sommet du péricarde immédiatement au-dessus de la crosse aortique. Il résulte de cette disposition que l'artère pulmonaire, et surtout sa branche droite, sont contenues dans une gaine conjonctive formée aux dépens du feuillet fibreux du péricarde, dont la majeure partie passe comme un pont au-dessus de ces vaisseaux pour aller se perdre sur l'aorte. La figure 5 montre nettement tous ces détails.

3° *Bords* — Les bords du péricarde s'élargissent au voisinage des pédicules pulmonaires. En cette région les fibres péricardiques moins denses et moins serrées, s'étalent sur les vaisseaux auxquels elles forment des gaines, et vont s'épuiser au niveau du hile du poumon dans le tissu cellulaire sous-pleural. Au-dessous des pédicules et directement en avant du ligament triangulaire du poumon, le bord du péricarde, très étroit, correspond de chaque côté aux ligaments phréno-péricardiques de Teutleben sur lesquels nous aurons à insister plus loin.

4° *Base.* — La base du péricarde est représentée par la surface d'adhérence de cette membrane au diaphragme. Sa forme, dont la figure 7 rend très bien compte, peut être comparée à celle d'un triangle curviligne, allongé obliquement de gauche à droite et un peu d'avant en arrière. L'un des angles, dont le sommet est occupé par la veine cave inférieure, est situé à droite, son ouverture regarde en avant; le second, également à droite et en avant, a un sommet très obtus, dont l'ouverture est dirigée à gauche et en arrière; quant au troisième, à peu près droit, il répond à la pointe du cœur. Des trois bords, le plus étendu est l'antérieur, dont la direction est transversale et sensiblement parallèle à la paroi sterno-costale antérieure.

5° *Sommet.* — Le sommet du sac fibreux péricardique se trouve au niveau des gros vaisseaux; il est assez mal limité. En effet, une partie des fibres qui le constituent se confond avec la gaine des vaisseaux, tandis que le reste va contribuer à former les ligaments vertébro-péricardiques de Béraud. Sur le cœur en position normale, le point de jonction du péricarde avec la gaine des gros vaisseaux artériels se fait suivant une surface légèrement irrégulière qui passe sur l'aorte, un peu au-dessous de l'orifice du tronc brachio-céphalique, et sur l'artère pulmonaire immédiatement au-

dessus de sa bifurcation. Le trajet de cette circonférence apparait nettement lorsqu'on insuffle fortement la cavité de la séreuse.

L'épaisseur du sac fibreux péricardique ne varie pas sensiblement suivant les points que l'on envisage. Toutefois, nous avons déjà signalé un amincissement notable sur la face antérieure, au point où les faisceaux se portent en dehors sur les parties latérales des gros troncs artériels, pour se continuer avec les ligaments vertébro-péricardiques. Une injection forcée amène, en ce point, la rupture de la séreuse et le passage de la matière injectée dans la gaîne de l'aorte, qui se décolle snr une certaine étendue en soulevant le péricarde et en provoquant parfois la déchirure de cette membrane. On peut également constater un amincissement notable de la paroi péricardique au niveau de l'origine de chacun des gros troncs artériels et veineux. Aussi, certains anatomistes considèrent-ils la membrane fibreuse comme percée de trous au point de pénétration de ces vaisseaux. Cette opinion ne saurait être acceptée, car il est facile de constater la continuité directe du péricarde avec l'adventice des vaisseaux; par endroits même, on démontre aisément l'existence d'une véritable gaine qui entoure complètement le conduit vasculaire. Il convient cependant de faire remarquer que l'épaisseur de la fibreuse diminue sensiblement à ce niveau, ce que prouve l'insufflation forcée de la cavité péricardique dont la séreuse fait alors hernie sur tout le pourtour des vaisseaux. Cette disposition n'avait pas échappé à Lancisi et à Haller qui avaient signalé le passage du feuillet fibreux sur les vaisseaux pulmonaires. Bichat pensait que cette adhérence était peu marquée; il l'attribuait à une disposition spéciale de la séreuse lorsqu'elle se réfléchit; il avait toutefois constaté le passage direct de quelques fibres conjonctives du sac péricardique dans l'adventice des artères.

II. — Moyens de fixité du sac péricardique.

Le péricarde, maintenu en position stable par un certain nombre de ligaments, sert, chez l'homme, d'organe fixateur au centre phrénique qui, de son côté, lui constitue un organe de soutien. Ainsi que le fait remarquer Teutleben, le centre phrénique est relativement fixe et son abaissement se trouve forcément limité. Hasse a trouvé dans l'inspiration un abaissement de 5 millimètres pour le centre phrénique contre 10 à 15 millimètres pour l'abaissement total de la coupole diaphragmatique.

Cette fixité est, du reste, nécessaire pour éviter au cœur, aux gros vaisseaux et aux pédicules pulmonaires, des tiraillements nuisibles à l'accomplissement de leurs fonctions. C'est pour cela que Beau et Maissiat ont pu comparer le péricarde à un véritable tendon et le désigner sous le nom de « tendon creux du diaphragme ». En effet, le péricarde est solidement attaché par un appareil ligamenteux assez complexe, en bas au centre phrénique et à l'appendice xiphoïde, en haut aux surfaces osseuses qui circonscrivent le sommet de la cage thoraciqne. On désigne ces différents ligaments d'après leurs points d'insertion sous le nom de ligaments vertébro-péricardiques, costo-péricardiques, sterno-péricardiques et phréno-péricardiques. Nous allons étudier successivement chacun de ces ligaments :

1° Attaches du péricarde au sternum : ligaments sterno-péricardiques. — C'est Luschka qui, le premier en 1858, a attiré l'attention sur ces ligaments au nombre de deux, l'un supérieur, l'autre inférieur. Ils sont formés par des faisceaux conjonctifs parallèles, très résistants, entre lesquels s'entrelacent de nombreuses fibres élastiques.

Nous résumerons de la façon suivante la description que Luschka consacre à ces deux ligaments :

a. Le *ligament sterno-péricardique supérieur*, impair et médian, est le résultat de l'accolement de deux ordres de fibres ; les unes, postérieures, proviennent de l'aponévrose cervicale moyenne, tandis que les plus antérieures naissent directement du manubrium un peu au-dessous de l'insertion du muscle sterno-thyroïdien avec l'aponévrose duquel elles s'entrecroisent. Après un trajet de 5 à 6 centimètres oblique en bas et en arrière, les faisceaux ligamenteux vont se fusionner avec le sac fibreux péricardique sur la ligne médiane au niveau de l'extrémité sternale du deuxième espace intercostal, représentant ainsi, dans la station verticale, un ligament suspenseur du péricarde.

b. Le *ligament sterno-péricardique inférieur*, d'une longueur moyenne d'environ 2 à 3 centimètres et d'une largeur de 4 à 6 millimètres prend presque toujours son origine à la base de l'appendice xiphoïde, plus rarement à l'extrémité inférieure du sternum. De son insertion sternale, il se dirige obliquement en haut et en arrière pour venir se perdre sur le péricarde à la hauteur de l'extrémité sternale de la sixième côte. Dans certains cas, ce

ligament adhère d'une façon très intime à la surface du diaphragme depuis l'appendice xiphoïde jusqu'au bord antérieur du centre phrénique, il se porte ensuite sur la face antérieure de l'enveloppe fibreuse du cœur et semble alors naître du diaphragme. La résistance de ce ligament est très sensiblement inférieure à celle du ligament précédent; toutefois, par analogie, on le considère comme suspenseur du péricarde dans le décubitus dorsal.

MM. Lannelongue et Le Dentu ayant fait des recherches spéciales sur le *ligament sterno-péricardique supérieur*, ont été amenés à conclure de leurs observations que les fibres médianes de ce ligament ne prenaient pas insertion sur le manubrium, mais continuaient directement les fibres de l'aponévrose cervicale moyenne. Il existerait au contraire un solide trousseau de fibres latérales qui se détacheraient de la première côte et de l'articulation sterno-costale correspondante pour former le véritable organe de suspension du péricarde. Il serait donc préférable, d'après ces auteurs, de désigner cet ensemble ligamenteux sous le nom de ligament costo-péricardique, ce qui aurait l'avantage de rappeler l'insertion la plus importante. MM. Lagoutte et Durand, dans un mémoire récent, ont adopté ces conclusions et cette dénomination.

L'étude que nous avons faite du *ligament sterno-péricardique supérieur* nous a paru confirmer entièrement l'opinion de Luschka. Ce ligament, très résistant, se présente sous la forme d'une pyramide triangulaire à base supérieure et à sommet inférieur. Sa base d'implantation, horizontale, très large, se fixe tranversalement à la partie postérieure du manubrium et de chaque côté à l'articulation sterno-costale; sa limite est indiquée latéralement par les vaisseaux mammaires internes qui restent en dehors de sa zone d'insertion : il est donc sterno-costo-péricardique. L'attache des fibres de ce ligament au manubrium se fait au même point que celle des tendons des muscles sterno-thyroïdiens et de leur aponévrose. Il ne nous a pas été possible d'observer une continuité directe, comme le prétendent MM. Lannelongue et Le Dentu, mais plutôt un entre-croisement entre ces deux ordres de fibres à leurs insertions sur le sternum. Une opinion analogue à celle de Luschka est soutenue par M. le professeur Charpy, qui a figuré au sujet des aponévroses du cou un point d'implantation commun à ces deux ordres de fibres (Traité d'anatomie humaine, Myologie, Paris, 1896). — A son extrémité inférieure le ligament sterno-péricardique supérieur

confond ses fibres avec celle du péricarde sur la face antérieure de celui-ci, immédiatement en avant de l'aorte et de l'artère pulmonaire.

Le *ligament sterno-péricardique inférieur* est, dans la majorité des cas, moins nettement accusé que le ligament supérieur. Nous l'avons toujours rencontré sous l'aspect d'une mince lame fibro-élastique triangulaire, se détachant de l'appendice xiphoïde, avec un côté libre et l'autre fixé au diaphragme; son sommet s'insère sur la ligne médiane à l'extrémité inféro-antérieure du péricarde. Exceptionnellement, ce ligament présente une assez grande hauteur et son insertion péricardique peut se faire sur environ la moitié inférieure de la face antérieure du sac fibreux.

La signification de ces deux ligaments sterno-péricardiques est peu connue; il paraît cependant rationnel de supposer qu'ils représentent deux portions du mésopéricarde antérieur, dans lesquelles se sont développées, par suite des mouvements du cœur et du péricarde, des fibres élastiques telles qu'on en observe dans les ligaments destinés à limiter les mouvements dans un sens déterminé. Toutefois MM. Lannelongue et Le Dentu considèrent le ligament sterno-péricardique supérieur comme formé par l'enveloppe fibreuse du thymus qui s'est hypertrophiée. Mais cette opinion tombe devant le fait de la coexistence de l'enveloppe du thymus et de ce ligament chez un certain nombre d'animaux chez lesquels il est assez facile de les séparer. Enfin l'enveloppe du thymus ne contient que de très rares fibres élastiques, et s'unit intimement à cet organe et non au péricarde, ce qui suffit à la différencier du ligament sterno-péricardique supérieur.

2° ATTACHES DU PÉRICARDE A LA COLONNE VERTÉBALE : LIGAMENTS VERTÉBRO-PÉRICARDIQUES. — Luschka avait signalé l'existence d'un certain nombre de tractus filamenteux, qui se détachent de la fibreuse péricardique au niveau de la crosse de l'aorte pour aller s'attacher aux corps des vertèbres voisines; mais le véritable appareil d'union du péricarde à la colonne vertébrale a été nettement isolé et décrit par Béraud en 1862. On admettait, à cette époque, que le sac fibreux était solidement fixé en haut à tous les gros vaisseaux du cou et à l'aponévrose cervicale moyenne (ligament cervico-péricardique de Richet); Béraud montra que ce n'était là qu'une partie de l'appareil fixateur du péricarde et que cet appareil se continuait en arrière par une forte expansion aponévrotique

prenant une solide insertion à la colonne vertébrale. L'ensemble constituait donc un ligament unique et médian, situé en avant et un peu en dehors de la crosse aortique, qui contourne cette dernière pour aller s'insérer par un nombre variable de faisceaux fibreux à la partie moyenne et latérale gauche de la 3e vertèbre dorsale et au ligament intervertébral placé immédiatement au-dessus; sa longueur ne dépasse guère 3 centimètres.

MM. Lagoutte et Durand, qui n'ont pu dans leurs dissections retrouver d'une façon bien nette le ligament de Béraud, sans nier son existence, prétendent que l'importance de cette attache a été exagérée.

Pour Teutleben (1877), qui cite d'ailleurs le travail de Béraud, le mode de fixation du péricarde en arrière est un peu plus complexe : le ligament est double et bilatéral. Il se compose de deux forts faisceaux, un droit, l'autre gauche, qui, se détachant de l'aponévrose prévertébrale depuis la quatrième vertèbre cervicale jusqu'à la cinquième vertèbre dorsale, vont tout d'abord s'accoler aux gros vaisseaux. Chacun d'eux se divise ensuite en deux parties : une superficielle enveloppe les gros troncs vasculaires et se termine sur le péricarde en passant sur les côtés de l'aorte ascendante, l'autre profonde, après avoir pris quelques points d'attache aux faces latérales de la trachée, s'épuise au niveau du pédicule pulmonaire par deux faisceaux de fibres dont l'un accompagne le pédicule du poumon et dont l'autre se continue directement avec la fibreuse péricardique.

En nous appuyant sur l'opinion émise par M. le professeur Charpy au sujet des aponévroses du cou, nous serions portés à considérer les ligaments vertébro-péricardiques comme faisant suite aux cloisons sagittales qui unissent l'aponévrose prévertébrale à l'aponévrose moyenne. Nous avons pu constater facilement l'insertion de ces cloisons de chaque côté de l'œsophage sur un épaississement particulier de l'aponévrose profonde. Ces cloisons, se dirigeant ensuite en avant, forment des gaines fibreuses pour les gros vaisseaux de la base du cou. De la partie inférieure de ces gaines se détachent nettement de nombreux faisceaux qui se terminent au sommet du péricarde les uns en avant, les autres en arrière de la crosse aortique, pour s'irradier ensuite vers la racine du poumon en accompagnant les branches de l'artère pulmonaire. L'origine de ces cloisons sagittales sur l'aponévrose profonde se

fait, comme l'a très justement indiqué Teutleben, entre la quatrième vertèbre cervicale et la cinquième dorsale.

3° ATTACHES DU PÉRICARDE AU DIAPHRAGME ET LIGAMENTS PHRÉNO-PÉRICARDIQUES DE TEUTLEBEN. — Ainsi que nous l'avons déjà indiqué, la surface de contact entre le péricarde et le diaphragme correspond à la base du péricarde et se présente sous la forme d'un triangle curviligne. Comme le montre la figure 7, des trois côtés de ce triangle : 1° l'un antérieur, sensiblement courbe, a sa concavité dirigée en arrière et croise la face postérieure du sternum; 2° l'autre postérieur se porte à peu près transversalement d'avant en arrière et de gauche à droite; 3° le troisième, situé à droite, se dirige d'avant en arrière et un peu de dehors en dedans. La veine cave inférieure occupe le point de jonction du côté droit et du côté postérieur, c'est-à-dire l'angle postérieur de ce triangle.

L'union entre le péricarde et le centre phrénique se fait d'une façon toute différente suivant les points envisagés. Le décollement de ces deux membranes, facile sur la plus grande partie de leur étendue, est impossible en avant et à droite le long du bord antérieur. En effet, sur toute la surface du triangle, l'adhérence se fait par du tissu cellulaire lâche qui joue surtout un rôle de remplissage, et une injection à la gélatine sépare, sans la moindre difficulté, le centre phrénique du sac fibreux péricardique. Au contraire, suivant le bord antérieur et suivant la moitié antérieure du bord droit, on constate entre les deux membranes un échange de fibres qui constitue un véritable ligament, *ligament phréno-péricardique antérieur*, excessivement net lorsqu'on a séparé la base du péricarde d'avec le diaphragme. Ce ligament, ainsi compris, s'arrête le plus souvent à 2 ou 3 centimètres en avant de la veine cave inférieure; aussi une petite portion de cette veine (1 centimètre sur la paroi antérieure, 2 centimètres sur la paroi postérieure) est à la fois sus-diaphragmatique et extra-péricardique. Nous avons représenté sur la figure 7 la trace du ligament phréno-péricardique antérieur par un trait plus fortement accusé.

Directement en avant de la veine cave inférieure, entre elle et l'extrémité postérieure de l'insertion phrénique du péricarde, il existe un petit espace de forme triangulaire limité en haut par le sac péricardique, en bas par le diaphragme, fermé à gauche et en arrière par l'œsophage, où se trouvent logés d'une façon constante un ou deux ganglions lymphatiques placés au milieu d'une petite

masse adipeuse. Dans un cas de cancer de la tête du pancréas, nous avons trouvé ces ganglions considérablement hypertrophiés et formant une véritable collerette à la veine cave inférieure.

Cette disposition spéciale de l'adhérence du péricarde au diaphragme, sur laquelle ont insisté MM. Lagoutte et Durand, avait depuis longtemps attiré l'attention des observateurs. Haller nous apprend que Riolan avait soutenu contre Vésale l'union intime du péricarde au septum transversum, et que cette prétention avait été démontrée fausse par Morgagni. Sénac, plus précis, décrit exactement le mode d'union du péricarde au centre phrénique, moins intime chez le fœtus que chez l'adulte; il se range à l'opinion de Haller qui la considère comme le résultat de la station verticale, rejetant les idées de Löwer, qui avait essayé une explication peu claire tirée de la position du fœtus (le poids de la masse intestinale et du foie aurait facilité cette adhérence). L'opinion de Haller paraît très rationnelle; il suffit de faire remarquer que l'on est en présence d'une disposition héritée; car, si l'union du péricarde au diaphragme reconnaît évidemment pour cause la station verticale, puisqu'elle est à peu près exclusivement propre à l'espèce humaine, une cause non moins importante réside dans la disparition chez les types supérieurs de mammifères du lobe azygos du poumon qui a rendu possible cette adhérence.

En outre de ce solide ligament, il en existe d'autres, bien étudiés par Teutleben qui les a signalés le premier, en 1877, sous le nom le ligaments phréno-péricardiques, et que nous désignerons sous le nom de ligaments de Teutleben' ou de *ligaments phréno-péricardiques latéraux* pour les distinguer de la lame fibreuse dont nous venons de parler. Teutleben décrit un ligament droit et un ligament gauche, tous les deux verticaux; le premier naît au pourtour du trou quadrilatère du diaphragme, et va s'attacher au-dessous du pédicule pulmonaire droit; l'autre plus faible se détache directement du centre phrénique, et va se perdre au-dessus du pédicule pulmonaire gauche; il est symétrique du précédent.

Nous avons toujours trouvé le ligament droit de Teutleben nettement accusé. Il apparaît comme une mince cloison lamelleuse, de coloration blanc nacré et très résistante avec une concavité antérieure bien marquée; il se fixe sur le bord externe et postérieur de la veine cave inférieure. Ses fibres, à direction verticale, vont se perdre sur la face externe du péricarde en passant les unes en

avant, les autres en arrière du pédicule pulmonaire où elles se mêlent aux fibres profondes du ligament vertébro-péricardique correspondant.

Le ligament du côté gauche est moins net que celui du côté droit, et surtout moins accentué que ne semblent l'indiquer les figures du mémoire de Teutleben. Dans la presque totalité des cas, nous avons observé un mince trousseau fibreux, très court, qui s'insère sur le centre phrénique à gauche de la veine cave et un peu en avant de l'œsophage, il est séparé du premier ligament par un espace de 4 centimètres. Les fibres qui le constituent vont se perdre dans le sac fibreux péricardique au-dessous du pédicule pulmonaire en affectant une disposition identique à celle du ligament du côté droit.

Le rôle de ces deux ligaments est d'éviter à la veine cave inférieure les tiraillements qui pourraient se produire dans les inspirations profondes : ils facilitent par conséquent, le retour du sang dans l'oreillette droite.

Dans la grande majorité des cas, les ligaments décrits sous le nom de trachéo- ou œsophago-péricardiques sont plutôt de fins tractus fibreux, qui passent du sac péricardique dans la tunique conjonctive de l'œsophage et de la trachée, que de véritables ligaments.

Les résultats de nos recherches sur les animaux domestiques et sur quelques animaux de laboratoire sont concordants avec la description que Luschka avait donnée des ligaments péricardiques chez le cheval, chez le bœuf et chez le chien. Nous avons examiné le cheval, le veau, le mouton, le cobaye, le rat, la taupe et le hérisson; chez tous ces animaux la disposition des ligaments péricardiques est sensiblement la même.

Chez la plupart de ces mammifères, il existe une disposition spéciale de l'appareil pulmonaire, que nous croyons devoir rappeler brièvement. Le poumon droit présente un lobe impair et médian appendu à la bronche droite inférieure et connu sous le nom de lobe azygos. Il se présente sous la forme d'une pyramide triangulaire placée en avant de l'œsophage et au-dessous du cœur (l'animal étant supposé placé dans la station verticale). Au niveau du diaphragme, ce lobe azygos s'insinue entre le centre phrénique et la base du péricarde, empêchant par sa présence toute soudure entre ces deux membranes. D'ailleurs, à cause de la station quadrupède, le cœur repose sur le plastron sterno-costal et non sur le diaphragme. La loge du lobe azygos, qui est une dépendance de la cavité pleurale droite, est limitée à gauche par une membrane résultant de l'accolement des deux plèvres (plèvre médiastine); du côté droit, la plèvre droite se soulève d'avant en arrière, en s'adossant à elle-même, et forme ainsi un pli saillant dont le bord libre postérieur contient la veine cave inférieure. Il résulte de cette disposition que la cavité pleu-

rale droite est subdivisée en deux cavités secondaires : une droite et une médiane infracardiaque, communiquant largement par un orifice limité en avant par la veine cave inférieure et en arrière par l'œsophage. Il ne nous a pas été possible de retrouver nettement, dans les deux cloisons verticales limitant de chaque côté la cavité pleurale du lobe azygos, la trace de ligaments phréno-péricardiques analogues aux ligaments signalés chez l'homme par Teutleben.

Bien qu'on rencontre dans les cloisons sagittales du cou, une disposition très analogue à celle indiquée dans l'espèce humaine et que l'on puisse décrire de véritables ligaments vertébro-péricardiques, les ligaments de beaucoup les plus importants sont les ligaments sterno-péricardiques. Lorsqu'on ouvre la cavité thoracique d'un mammifère, on voit que les deux plèvres, en s'accolant à la face postérieure du sternum, déterminent la formation d'une cloison médiane (mésopéricarde) d'épaisseur variable suivant les points envisagés, le plus souvent fenêtrée, et dans laquelle une dissection attentive permet de reconnaître deux ligaments s'insérant l'un sur la poignée sternale et l'autre, plus facile à isoler et plus résistant, sur l'appendice xiphoïde.

Chez les rongeurs et chez les insectivores ce ligament xipho-péricardique est excessivement net. Constitué surtout par des fibres élastiques, il prend son origine à la base de l'appendice xiphoïde et de là se porte sur le centre phrénique et le péricarde où il se termine dans la région qui avoisine la pointe du cœur. Il a une forme à peu près triangulaire et son union au diaphragme est assez intime. Le ligament supérieur, beaucoup moins résistant, se juxtapose à l'enveloppe du thymus.

Chez les ruminants (bœuf et mouton), on isole difficilement deux ligaments fibreux qui paraissent une condensation du tissu cellulaire lâche du médiastin antérieur. Ils se détachent de la face interne du corps du sternum, s'accolent au feuillet pariétal de la plèvre et se portent sur le péricarde; ils représentent le ligament supérieur. Quant au ligament xipho-péricardique, il est peu ou pas marqué et contient quelques rares éléments élastiques.

Chez les carnassiers (chien et chat), le ligament xipho-péricardique est très net et très solide; il est accompagné de vaisseaux, surtout de veines, qui passent du sac péricardique dans la paroi thoracique et font ressortir l'aspect nacré de ce ligament. Excessivement résistant et à peu près uniquement formé de fibres élastiques, il a la forme d'un triangle, placé verticalement, à sommet émoussé correspondant au péricarde; le bord supérieur est légèrement concave et regarde en avant et en haut, le bord inférieur s'unit intimement au diaphragme. Dans le tissu cellulaire lâche qui réunit la partie supérieure du péricarde au corps sternal, il n'est pas possible d'isoler un ligament distinct. On observe, chez le phoque, une disposition analogue des ligaments.

Enfin, chez le cheval, la façon dont se comportent les ligaments sterno-péricardiques est particulièrement intéressante; elle a fait l'objet d'une description minutieuse de la part de Luschka, à laquelle nous n'avons à peu près rien à ajouter. Le ligament xipho-péricardique, très résistant,

est surtout constitué par une série de petits faisceaux élastiques, qui, d'après Luschka, se détachent de la base de l'appendice xiphoïde. Nous l'avons retrouvé avec une étendue plus considérable et se présentant sous la forme d'une pyramide triangulaire dont la base serait appliquée contre le sternum sur une hauteur correspondant aux 5e, 6e, 7e côtes et espaces intercostaux. Les pinceaux élastiques qui se détachent de cette surface convergent vers la partie du péricarde qui avoisine la pointe du cœur; un certain nombre se fixent directement sur le centre phrénique. Le ligament supérieur est surtout formé de faisceaux conjonctifs, il s'insère à la face postérieure du corps du sternum au niveau de la 3e côte, et de là se porte directement en haut et en arrière pour se fixer sur le péricarde, il est exactement limité à la ligne médiane. Décrit par Luschka comme constitué par une série de fascicules tendineux excessivement serrés, il nous a paru, au contraire, très difficile à isoler du tissu cellulaire voisin dont il semble une condensation d'ailleurs assez vaguement indiquée.

Chez le porc, la disposition des ligaments rappelle celle observée chez les ruminants, toutefois le ligament xipho-péricardique plus net contient aussi un plus grand nombre d'éléments élastiques.

B. — SÉREUSE PÉRICARDIQUE

Les descriptions de la séreuse péricardique présentées dans les traités d'anatomie sont, en général, trop succinctes; d'autre part les mémoires donnant des détails plus complets sont, le plus souvent, difficiles à suivre à cause de l'absence de dessins même schématiques. Nous n'avons trouvé de coupes figurées que dans un ouvrage trop peu connu, le *Manuel de l'anatomiste* de MM. Morel et Mathias Duval. His, d'autre part, a représenté, dans *Die Anatomische Nomenclatur*, le trajet et les points de réflexion de la séreuse à la face postérieure du cœur; mais ce dessin ne nous a pas paru répondre à la disposition qui se présente le plus fréquemment à l'observation et nous pensons qu'il doit être modifié dans le sens de nos figures 3 et 4. Nous avons fait représenter les deux faces et les deux bords du cœur avec l'indication précise des points de réflexion de la séreuse, et nous espérons que ces dessins permettront de suivre plus commodément notre description; deux coupes, l'une longitudinale, l'autre transversale montrent la disposition générale de la séreuse, ses rapports avec la surface externe du cœur et la façon dont le feuillet viscéral se continue avec le feuillet pariétal.

1° Disposition générale de la séreuse sur les coupes. — La séreuse péricardique, analogue à toutes les autres séreuses, forme au cœur une enveloppe extérieure à peu près complète. Nous connaissons le feuillet pariétal, confondu avec le sac fibreux dans la presque totalité de son étendue; quant au feuillet viscéral (épicarde), il est directement appliqué à la surface du muscle cardiaque, et accompagne les gros vaisseaux sur une étendue variable.

Examinons la figure 5 qui représente une coupe longitudinale passant pour l'axe du cœur, et supposons que le feuillet viscéral ait son origine sur la face antérieure de l'aorte un peu au-dessous de la naissance du tronc brachio-céphalique. En s'éloignant de ce point de départ, le feuillet séreux descend le long de l'aorte ascendante, tapisse la face antérieure des ventricules, la pointe du cœur et remonte sur leur face postérieure jusqu'au niveau du sinus coronaire sur lequel il passe comme un pont. Il atteint alors la face postérieure des oreillettes qu'il revêt jusqu'à leur bord supérieur, en formant toutefois aux vaisseaux veineux qu'il rencontre une gaine plus ou moins complète, de telle sorte que les veines traversent la cavité péricardique, tout en restant situées en dehors d'elle. Au niveau du bord supérieur de l'oreillette, le feuillet viscéral de la séreuse se réfléchit dans le feuillet pariétal dont le trajet, parallèle à celui que nous venons de décrire, nous ramène à l'origine des troncs artériels. On remarque encore sur la figure 5, entre l'aorte et la face antérieure des oreillettes, l'existence d'une cavité isolée, représentant la section d'un canal séreux que nous étudierons plus loin sous le nom de *sinus transverse*.

La séreuse revêt donc, ainsi qu'on vient de le voir d'après cette brève description, la classique forme d'un bonnet de coton qui coiffe complètement la portion ventriculaire du cœur. Mais, pour se rendre un compte exact de la disposition qu'elle affecte au niveau de la base de cet organe, nous examinerons de préférence une coupe transversale passant par les deux oreillettes et leurs auricules, intéressant l'abouchement des deux veines pulmonaires inférieures ainsi que les deux troncs artériels à une faible distance de leur origine (fig. 6). En prenant pour point de départ la V. P. G. I., on voit que le feuillet séreux, se portant en avant, tapisse successivement la face externe de l'oreillette gauche, puis son auricule qu'il coiffe complètement. Il se prolonge sur la face antérieure des deux oreillettes jusqu'à la pointe de l'auricule droite au niveau de laquelle

il se comporte de la même façon qu'à gauche. De la face externe de l'auricule droite, il se porte sur l'oreillette droite dont il recouvre toute la face postérieure, puis il franchit le sillon inter-auriculaire pour revêtir la face postérieure de l'oreillette gauche, dans une certaine étendue, jusqu'à la V. P. D. I. Il se continue alors avec le feuillet pariétal qui double latéralement et en avant le sac fibreux péricardique jusqu'à la V. P. G. I., notre point de départ.

En arrière de l'oreillette gauche, entre les deux veines pulmonaires inférieures, on remarque une cavité, isolée sur notre coupe, qui représente la section d'un cul-de-sac que la séreuse émet supérieurement entre les deux groupes de veines pulmonaires et sur lequel nous reviendrons plus loin.

D'autre part, la séreuse forme une gaine complète au pédicule artériel, qu'un véritable canal sépare ainsi de la face antérieure des oreillettes. Ce canal n'est autre que le sinus transverse que nous allons étudier en détail.

2° Sinus transverse. — Le canal, appelé par Henle *sinus transverse*, avait été bien décrit par Theile une trentaine d'années auparavant, et il serait peut-être plus juste de le désigner, avec MM. Lagoutte et Durand, sous le nom de canal de Theile. Mais l'existence de ce sinus transverse avait, bien avant Henle et Theile, attiré l'attention des anatomistes, qui n'avaient pas cependant cru devoir lui affecter une dénomination spéciale. C'est ainsi que Winslow avait constaté pour l'artère pulmonaire et l'aorte l'existence d'une gaine complète « qui les environne comme dans un étui » au niveau de la base du cœur et les isole dans la cavité péricardique. Bichat avait décrit un enfoncement constant et très profond de la séreuse entre l'aorte et l'oreillette gauche et signalé l'existence d'un espace les séparant l'une de l'autre. Meckel avait donné une description analogue à celle de Winslow et fait remarquer que les deux troncs artériels sont séparés de la face antérieure des oreillettes. D'ailleurs l'existence d'une gaine complète pour l'aorte et l'artère pulmonaire est admise par la presque totalité des auteurs de mémoires ou traités; Sappey est à peu près le seul à la considérer comme « presque complète ». Sur tous les sujets que nous avons examinés, la séreuse entourait complètement les gros vaisseaux, sauf cependant un cas où il existait une cloison verticale unissant les troncs artériels à la face antérieure des oreillettes, et encore cette cloison était-elle perforée d'un petit orifice. Nous conserverons donc

le terme de sinus transverse sous lequel les anatomistes allemands désignent à la suite de Henle le canal pré-auriculaire.

Le sinus transverse est limité en avant par les troncs artériels, en arrière et en bas par la face antérieure des oreillettes, en haut par le feuillet profond du sac fibreux péricardique qui passe comme un pont au-dessus de lui et qui se trouve renforcé par la branche droite de l'artère pulmonaire. On sait en effet que, tandis que la branche gauche de ce vaisseau se dirige directement en arrière pour venir se superposer aux veines pulmonaires gauches, la branche droite suit une direction parallèle au bord supérieur des deux oreillettes, se trouvant dans cette partie de son trajet comprise dans la concavité de la crosse aortique et engainée par un dédoublement du sac fibreux péricardique.

Dans son ensemble, le sinus transverse représente un canal à section triangulaire dont la hauteur moyenne est de 3 centimètres; il embrasse en fer à cheval l'origine des gros vaisseaux. On peut lui décrire deux orifices en forme de fentes qui regardent en avant; l'orifice droit est compris entre l'aorte en avant et dedans, la veine cave supérieure et l'auricule droite en dehors; l'orifice gauche est limité en dehors par l'auricule gauche et la V. P. G. S., en dedans par le tronc de l'artère pulmonaire et en haut par la branche gauche de cette artère, qui le croise transversalement. Le doigt introduit par l'un des orifices sort facilement par l'autre en accrochant le pédicule artériel du cœur.

Le sinus transverse existe d'une façon constante dans toute la série des mammifères que nous avons examinés. Il apparaît de très bonne heure chez l'homme; nous avons déjà pu en constater l'existence sur un embryon humain de 3 millimètres provenant de la collection de Coste et débité en coupes sériées par M. Tourneux. C'est une solution de continuité qui s'établit dans le mésocarde postérieur à un stade très précoce du développement; elle est probablement le résultat du défaut de synchronisme entre la systole auriculaire et la systole ventriculaire.

3° Ligne de réflexion de la séreuse. — Nous nous occuperons exclusivement dans ce paragraphe du trajet de la ligne de réflexion de la séreuse, sans indiquer les différents diverticules que forme cette séreuse au voisinage des vaisseaux, et dont nous présenterons ultérieurement une étude complète. En prenant pour point de départ la branche gauche de l'artère pulmonaire, nous suivrons ce

trajet de gauche à droite sur la face antérieure et le bord droit du cœur, et de droite à gauche sur la face postérieure et le bord gauche.

Partie du bord inférieur de la branche gauche de l'artère pulmonaire (fig. 1), cette ligne s'élève obliquement à droite sur la face antérieure de cette branche jusqu'au point de bifurcation de l'artère. Elle passe ensuite sur la convexité de la crosse aortique, qu'elle embrasse dans une courbe à concavité dirigée en arrière et en haut, et se porte vers le tronc brachio-céphalique, qu'elle atteint à sa partie postérieure. De là, elle descend sur la veine cave supérieure dont elle côtoie obliquement la face externe, et longe ensuite les origines des veines pulmonaires droites jusqu'à la veine cave inférieure (fig. 2). Elle contourne alors d'avant en arrière et de droite à gauche le bord inférieur de cette veine cave pour gagner la face postérieure du cœur, où elle remonte jusqu'à la V. P. D. I. De ce point, elle se dirige vers le bord supérieur de l'oreillette gauche, en restant à une certaine distance de la V. P. D. S. (fig. 3), et redescend par un trajet symétrique jusqu'à l'origine de la V. P. G. I., qu'elle contourne pour remonter le long de la V. P. G. S. jusqu'à la branche gauche de l'artère pulmonaire, notre point de départ (fig. 4).

Le trajet de la ligne de réflexion de la séreuse que nous venons de suivre n'est pas régulier, mais il présente une série d'inflexions en dehors qui répondent à autant de diverticules de la cavité péricardique que les injections ou les insufflations mettent bien en évidence. Nous allons successivement passer en revue les diverticules qui avoisinent le pédicule artériel et ceux qui se trouvent en rapport avec le pédicule veineux.

4° Diverticules de la cavité séreuse et gaines séreuses des vaisseaux. — *a. Au niveau du pédicule artériel.* — Sur la face antérieure des gros vaisseaux, la réflexion du feuillet viscéral dans le feuillet pariétal se fait, comme nous l'avons vu, à un niveau beaucoup plus élevé sur l'aorte que sur l'artère pulmonaire.

D'après la moyenne de nos mensurations, elle a lieu sur le premier vaisseau à 6 et sur le second à 4 centimètres de leur origine. Lorsqu'on examine un péricarde insufflé, il dessine sur la convexité de la crosse aortique une sorte de croissant (fig. 1) dont les extrémités ou *cornes*, suivant l'expression de Haller, répondent à deux diverticules, l'un antérieur, l'autre postérieur. Le diverticule antérieur, d'une profondeur moyenne de 18 millimètres, est compris

entre la bifurcation de l'artère pulmonaire et la crosse aortique; le cordon fibreux résultant de l'oblitération du canal artériel le limite à gauche. Le diverticule postérieur est situé en arrière du tronc brachio-céphalique, en avant de la veine cave inférieure et de la branche droite de l'artère pulmonaire, et repose sur le toit du sinus transverse; sa profondeur varie de 20 à 25 millimètres, et sa distance à l'origine de l'aorte est de 7 cent. 5. Assez souvent il se prolonge au-dessous de la crosse aortique et se porte à la rencontre du diverticule antérieur, dont le sépare alors une distance d'environ 7 à 9 millimètres. Il représente le point le plus élevé de la cavité péricardique et correspond à peu près au milieu du manubrium. L'accumulation de liquides morbides dans ce cul-de-sac peut, d'après Luschka, exercer une compression sur la veine cave supérieure et amener des troubles circulatoires dans les territoires correspondants.

b. Au niveau des vaisseaux veineux. — Les vaisseaux veineux, au lieu de constituer comme les artères un pédicule unique, se divisent en deux groupes, situés à la face postérieure des oreillettes et que l'on peut désigner sous le nom de hiles veineux. Le premier et le plus important, situé à droite, se compose des deux veines caves et des deux veines pulmonaires droites; le second, placé à gauche, comprend les deux veines pulmonaires gauches; ils sont séparés par toute l'étendue de la face postérieure de l'oreillette gauche. En effet les deux veines caves, de même que les deux veines pulmonaires droites, s'ouvrent dans leur oreillette respective contre la cloison interauriculaire; il en résulte que tous ces vaisseaux sont disposés sur une même courbe à concavité dirigée en avant et à droite, et forment ainsi un groupe nettement isolé des veines pulmonaires gauches. Entre ces deux hiles s'étend un profond cul-de-sac, déjà signalé par Haller sous le nom de prolongement en cæcum de la cavité péricardique, et qui s'étend jusqu'au bord supérieur des oreillettes. Nous le désignerons sous le nom de grand cul-de-sac de la séreuse ou de *diverticule de Haller*. La distance du point le plus élevé de ce cul-de-sac à l'abouchement de la veine cave inférieure est de 6 centimètres, et, à l'abouchement de la V. P. G. I., de 4 centimètres. Ces chiffres montrent que la profondeur de ce diverticule est beaucoup plus accusée que ne l'indique le dessin de His, dans lequel le sommet du cul-de-sac se termine au niveau du bord inférieur des V. P. S.

L'œsophage est situé exactement en arrière de ce cul-de-sac, et se trouve embrassé latéralement par chacun des groupes de veines pulmonaires. C'est sans doute à l'accumulation des liquides morbides dans ce diverticule, et à la gêne apportée par cette accumulation à la dilatation de l'œsophage, qu'il faut attribuer la dysphagie dans certaines péricardites. L'opinion classique consiste à prétendre que le cœur, refoulé par le liquide de l'hydropéricarde, comprime directement l'œsophage; elle peut s'appuyer sur la série des coupes représentées dans l'atlas de Pirogoff. Mais nous ferons remarquer que ces coupes ont été pratiquées sur des sujets congelés dans le décubitus dorsal, et que, d'autre part, le liquide accumulé dans la cavité péricardique doit nécessairement dilater d'une façon égale tous les culs-de-sac. Il nous a d'ailleurs été facile de vérifier expérimentalement cette façon de comprendre les faits : une injection poussée dans la cavité péricardique à travers le centre phrénique distend tous les diverticules, et tend à éloigner de l'œsophage la face postérieure de l'oreillette gauche et par suite tout le cœur. Or, il est évident que, dans les péricardites avec épanchement, le liquide, par suite de son propre poids, s'accumule dans les parties les plus déclives de la séreuse c'est-à-dire vers la portion diaphragmatique, et qu'à mesure que son niveau s'élève, il distend le cul-de-sac postérieur bien avant d'atteindre les diverticules situés dans le voisinage des gros troncs artériels.

Indépendamment de ce cul-de-sac profond qui divise le pédicule veineux en deux hiles secondaires, la séreuse envoie une série de prolongements qui séparent les uns des autres les différents vaisseaux veineux. Ces diverticules sont tous disposés sur la face des veines opposée au cul-de-sac de Haller. Il en existe trois de profondeur variable entre les veines du côté droit et deux entre celles du côté gauche. Le premier, le plus important, est compris entre la veine cave supérieure en avant, la V. P. D. S. en arrière et la branche droite de l'artère pulmonaire en haut. Il repose sur la face postérieure de l'oreillette gauche et atteint presque toujours son bord supérieur; dans ce cas, il existe un intervalle de quelques millimètres seulement entre sa partie la plus profonde et le revêtement séreux de la face postérieure du sinus transverse. La profondeur de ce diverticule varie entre 25 et 28 millimètres, et son diamètre vertical est mesuré, d'après Luschka, par la distance qui sépare le confluent de la veine azygos de l'embouchure de la veine cave supérieure.

Ce détail ne nous a pas semblé constant et répond seulement aux deux tiers des cas. Un second cul-de-sac se rencontre entre les deux veines pulmonaires droites, moins accusé que le précédent il ne dépasse guère 12 millimètres. Enfin, entre la V. P. D. I. et la veine cave inférieure, on trouve à peu près constamment une fossette assez large, mais peu profonde (5 à 8 millimètres), qui s'accuse davantage lorsqu'on distend fortement ces deux vaisseaux. Au niveau du hile gauche, les veines pulmonaires limitent entre elles un profond diverticule de 20 à 22 millimètres qui contourne en arrière la V. P. G. S. Une petite fossette sépare également la V. P. G. S. de la branche gauche de l'artère pulmonaire au point de croisement de ces deux vaisseaux, elle mesure au maximum 6 millimètres.

Ces différents diverticules, connus de Haller et de Sénac, ont été assez bien décrits par Bichat, et il importe de faire remarquer que ce sont eux qui règlent la disposition de la séreuse autour des veines qui, contrairement aux artères, n'ont jamais une gaine complète. Nous allons exposer très rapidement la disposition de la séreuse autour des vaisseaux veineux, en faisant tout d'abord remarquer que, lorsqu'une partie d'une veine n'est pas revêtue par la séreuse, elle n'est pas pour cela en rapport direct avec le médiastin postérieur, comme le prétendent MM. Lagoutte et Durand ; elle en est au contraire toujours séparée par le feuillet fibreux du péricarde dont quelques faisceaux conjonctifs vont se perdre sur la tunique adventice.

La veine cave supérieure est tapissée par la séreuse sur sa face antérieure, sur son bord droit et sa face postérieure; la distance à laquelle le feuillet séreux abandonne ce vaisseau est située à 2 cent. 8 de son origine sur la face antérieure et à 2 cent. 2 sur la face postérieure. La V. P. D. S. est également dépourvue de revêtement séreux sur sa face postérieure; sur le reste de son trajet intrapéricardique, elle est engainée sur une hauteur de 12 à 15 millimètres. La gaine de la V. P. D. I. est plus complète puisque sa face postérieure est recouverte par le feuillet de la séreuse qui constitue le cul-de-sac de Haller. Cette gaine, dont la hauteur est à peu près égale à celle de la précédente, fait défaut en haut dans la partie qui regarde la V. P. D. S., et en bas dans la portion correspondant à la veine cave inférieure. Celle-ci est enveloppée sur toute sa circonférence sauf dans la petite région qui répond à

la V. P. D. I., la hauteur de la gaine séreuse est de 2 cent. 6 sur sa face antérieure et de 2 centimètres sur sa face postérieure. La disposition de la séreuse sur la V. P. G. I. est sensiblement identique à celle de la veine cave inférieure, et de la V. P. G. S.; elle rappelle ce qui se passe pour la V. P. D. S; la hauteur du revêtement séreux est à peu près la même pour les deux groupes de veines pulmonaires. Il est évident que cette description se rapporte au cas le plus fréquent, c'est-à-dire lorsqu'il y a deux veines pulmonaires de chaque côté, mais qu'elle ne saurait s'appliquer lorsque le nombre de ces vaisseaux est augmenté ou diminué.

Nous avons examiné la manière dont la séreuse péricardique se comportait chez les différents mammifères dont nous avons étudié les ligaments. Elle nous a paru particulièrement intéressante chez le phoque chez lequel les veines pulmonaires s'ouvrent dans l'oreillette gauche à une très faible distance des veines pulmonaires droites. Il résulte de cette disposition que tous les vaisseaux veineux sont rassemblés en un pédicule unique, enveloppé à sa périphérie par la séreuse, qui ne s'enfonce pas entre les veines pour leur former des gaines même incomplètes. On ne trouve nulle part de culs-de-sac ou de fossettes analogues à celles que nous avons décrits chez l'homme : il y a là un hile veineux unique. Une autre particularité à signaler, c'est que l'artère pulmonaire se dirige directement en arrière et que ses deux branches se disposent suivant son prolongement; aussi le sinus transverse se trouve réduit au minimum, et son toit est représenté seulement par la bifurcation de l'artère.

Chez les ruminants, chez les carnassiers et chez les rongeurs, la séreuse se prolonge en une série de culs-de-sac qui rappellent dans l'ensemble la disposition observée dans l'espèce humaine; toutefois la profondeur des diverticules varie beaucoup suivant les types envisagés, et il ne nous est pas possible de donner des mensurations. Chez tous ces animaux, le hile veineux est dédoublé, mais le grand cul-de-sac (diverticule de Haller) est loin d'atteindre le même niveau dans tous les cas. Ainsi, la face postérieure de l'oreillette gauche n'a de revêtement séreux que sur la moitié de son étendue chez le cheval, chez le chien et chez les ruminants, où elle s'arrête à la hauteur du bord inférieur des veines pulmonaires supérieures. Au contraire, chez les rongeurs et chez les insectivores, elle atteint d'une façon presque constante le bord supérieur de l'oreillette gauche.

La séreuse affecte au niveau du pédicule artériel la même disposition chez tous les animaux qu'il nous a été donné d'examiner; on observe toujours de chaque côté de l'aorte les deux prolongements en forme de cornes que nous avons décrits en détail chez l'homme. Enfin, le sinus transverse n'a manqué dans aucun cas, et nous l'avons toujours reconnu même à des stades très précoces du développement.

On évalue en général à 500 centimètres cubes la capacité moyenne de la cavité virtuelle comprise entre les deux feuillets de la séreuse péricardique; c'est là, croyons-nous, la quantité ordinaire de liquide que l'on peut injecter sans amener la rupture du péricarde. Cette évaluation ne nous paraît pas avoir grande importance; car, si d'une part la capacité est sensiblement moindre dans le cas d'épanchement brusque (hémopéricarde, chez le vivant, on a observé en revanche des épanchements chroniques beaucoup plus considérables.

5° Pli vestigial du péricarde, plis semis-lunaires de Rindfleisch, vincula aortæ. — Pour terminer cette étude de la séreuse péricardique, nous croyons devoir rappeler certaines particularités signalées à plusieurs reprises par les auteurs.

En premier lieu, nous examinerons un pli de la séreuse, que l'on rencontre sur la face postérieure de l'oreillette gauche, un peu au-dessous du niveau de la V. P. G. I. et qui renferme un mince ligament fibreux. Cette formation, que nous avons indiquée dans la figure 3, est connue sous le nom de *pli vestigial du péricarde*; elle a été signalée pour la première fois par Theile en 1841, et retrouvée chez quelques animaux, par Marshall Halld, qui lui a laissé son nom. W. Gruber a minutieusement décrit le pli vestigial chez l'homme et chez le singe, et a examiné ce qu'il devenait dans les cas de duplicité de la veine cave supérieure; il représente en effet, pour la plupart des auteurs la portion oblitérée de la veine cave supérieure gauche. Le plus souvent, on le rencontre sous la forme d'un cordon fibreux qui soulève légèrement la séreuse, et s'étend de la veine intercostale gauche supérieure à la partie de la grande veine coronaire située à gauche du point d'abouchement de la grande veine ventriculaire gauche; quelquefois il renferme dans sa portion inférieure une veine en partie perméable : veine oblique de l'oreillette gauche ou veine de Marshall qui se termine brusquement en haut par un cordon fibreux. Le pli vestigial contient encore quelques petits vaisseaux et quelques ramuscules nerveux perdus au milieu de lobules graisseux. Il apparaît nettement chez le fœtus à partir du quatrième mois de la vie intra-utérine; à la naissance il est encore très visible, mais il ne tarde pas à s'atrophier et à être réduit à un mince liséré à peine saillant. Chez l'adulte, nous l'avons rencontré deux fois seulement, franchement accusé sous la forme d'un repli transversal semi-lunaire, soulevant la séreuse sur une hauteur de 8 à 10 mm., et étendu dans la

cavité péricardique depuis la bifurcation de l'artère pulmonaire jusqu'à l'oreillette gauche. Son bord libre et concave regardait directement en avant; il se terminait sur la face postérieure de l'oreillette gauche en un petit filament qui arrivait jusqu'à la grande veine coronaire.

Rindfleisch a signalé sur la partie convexe de l'aorte ascendante une série de formations particulières figurant des plis semi-lunaires, et contenant une petite quantité de graisse; elles embrassent la convexité aortique par leur portion concave qui regarde en haut et en dedans. La production de ces plis s'explique, d'après Rindfleisch, de la façon suivante; à chaque systole cardiaque, il se produit une tendance à la séparation entre l'aorte et l'artère pulmonaire, résultant de l'allongement de chaque vaisseau, et que rend possible la présence du tissu cellulaire lâche qui les unit l'un à l'autre. Comme la séreuse péricardique est beaucoup moins élastique que les vaisseaux, elle garde la trace de ces changements de volume indiqués d'abord par des froncements de sa surface qui deviennent plus tard des plis très accusés dans lesquels se développent des lobules graisseux. On rencontre fréquemment ces plis chez les sujets un peu âgés, et ils mesurent une longueur moyenne de 10 à 12 millimètres.

D'après ce même auteur, l'extension systolique du cœur est un excitant modéré mais continu à la production des hyperplasies conjonctives. Cette remarque permet d'expliquer certaines formations spéciales que l'on peut observer chez un grand nombre de sujets au-dessus de quarante ans qui présentent de l'hypertrophie du cœur. On observe alors, entre l'artère pulmonaire et l'aorte, des formations radiées en forme de crampons qui passent comme des liens d'un vaisseau à l'autre; aussi Rindfleisch, qui les compare aux cicatrices rayonnées laissées par les ulcères, a-t-il proposé de les désigner sous le nom de *vincula aortæ*. L'existence de ces liens fibreux nous a paru beaucoup moins fréquente que Rindfleisch ne le suppose, et nous ne les avons nettement observés que sur un seul sujet, âgé il est vrai, mais dont le cœur était plutôt petit.

CONCLUSIONS

Nous résumerons de la façon suivante les principaux faits établis ou vérifiés dans notre travail :

1° *Ligaments du péricarde.* — Il existe pour le péricarde, indépendamment de son attache diaphragmatique, trois sortes de ligaments :

a. Deux ligaments antérieurs et médians (ligaments sterno-péricardiques ou de Luschka), l'un supérieur ou sterno-costo-péricardique s'insère sur le manubrium et les articulations du sternum avec la première côte, et se porte directement en bas et en arrière sur la face antérieure du péricarde au voisinage de l'aorte; l'autre inférieur ou xipho-péricardique naît de la base de l'appendice xiphoïde, contracte quelques adhérences avec le diaphragme et se termine sur la face antéro-inférieure du péricarde.

b. Deux ligaments supérieurs et latéraux (ligaments vertébro-péricardiques, dédoublement du ligament de Béraud), qui partis de l'aponévrose cervicale profonde vont se fixer par deux ordres de fibres sur le sac fibreux péricardique, les unes en avant et les autres en arrière du pédicule pulmonaire sur lequel elles s'épuisent.

c. Deux ligaments inférieurs et latéraux (ligaments phréno-péricardiques ou de Teutleben), qui se détachent du centre phrénique l'un à droite, l'autre à gauche de la veine cave inférieure et se perdent sur le pédicule pulmonaire en présentant une division analogue aux ligaments précédents.

L'union du péricarde et du centre phrénique n'est intime que suivant le bord antérieur et les deux tiers antérieurs du bord droit de la surface de contact entre ces deux membranes (ligament phréno-péricardique antérieur).

2° *Séreuse péricardique.*

a. Le sac fibreux péricardique se continue avec l'adventice des vaisseaux, auxquels le feuillet viscéral de la séreuse forme des gaines plus ou moins complètes.

b. Au niveau du pédicule artériel, la gaine séreuse enveloppe entièrement les gros troncs qui sont ainsi séparés de la face antérieure des oreillettes par un canal séreux : sinus transverse de Henle.

c. La cavité péricardique envoie un prolongement en arrière de l'aorte qui embrasse l'origine du tronc artériel brachio-céphalique.

d. Les vaisseaux veineux sont séparés par un profond diverticule (cul-de-sac de Haller) en deux groupes, l'un droit formé par les deux veines caves et les deux veines pulmonaires droites, l'autre gauche ne comprenant que les deux veines pulmonaires gauches.

e. La séreuse envoie entre les différents vaisseaux veineux une série de petits diverticules au nombre de cinq situés sur la face opposée au cul-de-sac de Haller. Les trois plus importants sont compris : le premier entre la veine cave supérieure et la veine pulmonaire droite supérieure; le second entre les deux veines pulmonaires droites, et le troisième entre les deux veines pulmonaires gauches.

f. Chez certains animaux, le phoque en particulier, la disposition de la séreuse est beaucoup plus simple, il existe un pédicule veineux unique et aucun diverticule ne s'insinue entre les vaisseaux qui le constituent.

Explication de la planche XIII.

O. D. — Oreillette droite.
O. G. — Oreillette gauche.
V. D. — Ventricule droit.
V. G. — Ventricule gauche.
a. — Aorte.
a. p. — Arère pulmonaire.
a. p. d. — Artère pulmonaire branche droite.
a. p. g. — Artère pulmonaire branche gauche.
p. v. — Pli vestigial de Marshall Hall.
s. t. — Sinus transverse.
str. — Sternum.
v. c. — Veine coronaire.
v. c. i. — Veine cave inférieure.
v. c. s. — Veine cave supérieure.
v. p. d. — Veines pulmonaires droites.
v. p. g. — Veines pulmonaires gauches.

Toutes les figures ont été dessinées moitié grandeur naturelle. Le trait rouge représente le trajet de la ligne de réflexion de la séreuse.

Fig. 1. — Face antérieure du cœur avec une partie du bord droit.
Fig. 2. — Bord droit du cœur.
Fig. 3. — Face postérieure du cœur.
Fig. 4. — Bord gauche du cœur.
Fig. 5. — Coupe longitudinale du cœur pratiquée à égale distance entre le plan frontal et le plan sagittal.
Fig. 6. — Coupe transversale passant par les oreillettes. Elle correspond à la ligne AA de la figure 5.
Fig. 7. — Surface péricardique du diaphragme.
Le trait renforcé représente la ligne d'union intime entre le péricarde et le diaphragme; la ligne ponctuée figure la ligne médiane antéro-postérieure.

Index bibliographique.

1. Winslow. — *Exposition anatomique de la structure du corps humain*, p. 595, Paris, 1732.

2. A. de Haller. — *Elementa physiologiæ Corporis humani*, t. I, l. IV, p. 266, Lausanne, 1757.

3. De Sénac. — *Traité de la structure du cœur, de son action et de ses maladies*, 2e édition, t. I, l. III, ch. ii, p. 339, Paris, 1774.

4. J.-F. Meckel. — *Manuel d'anatomie générale, descriptive et pathologique*, trad. Jourdan et Breschet, t. II, Paris, 1825.

5. X. Bichat. — Œuvres complètes, *Anatomie descriptive*, t. IV, p. 82, Paris, 1832.

6. Theile. — Encyclopédie anatomique, t. III, *Myologie et angéiologie*, traduction Jourdan, p. 282, Paris, 1843.

7. H. Luschka. — *Die fibrösere Bänder des menschlichen Herzbeutels* (*Zeitschrift für rat. Medic.*, 1858).

8. H. Luschka. — *Die Ligamenta sterno-pericardica des Pferdes* (*Verhandlungen der physikalich. medicin Gesellschaft*) in Würzburg, 1859-1860.

9. H. Luschka. — *Die Anatomie des Menschen*, t. I, p. 362, Tübingen, 1862.

10. Béraud. — *Mémoire sur les insertions supérieures du Péricarde* (*Gazette médicale*, 1862, p. 61).

11. Wenzel Gruber. — *Ueber den Sinus communis und die Valvulae der Venae cardiacae und über die Duplicatät der Vena cava superior bei dem Menschen und den Säugethieren*. Mémoires de l'Académie impériale des sciences de Saint-Pétersbourg, série VII, t. VII, nº 2, p. 45, Saint-Pétersbourg, 1864.

12. Lannelongue et Le Dentu. — *Note sur un ligament non décrit du Péricarde, ligament costo-péricardique* (*Archives de physiologie*, 1868).

13. Rudinger. — *Topographisch-chirurgische Anatomie des Menschen*, Stuttgart, 1873.

14. L.-H. Farabeuf. — *Du système séreux*, p. 59, thèse d'agrégation, Paris, 1876.

15. Henle. — *Anatomie des Menschen*, t. III, p. 645, Braunschweig, 1876.

16. Teutleben. — *Die Ligamenta suspensoria Diaphragmatis des Menschen* (*Archiv für Anatomie*, 1877, p. 281).

17. Cruveilher et Marc Sée. — *Anatomie descriptive*, t. II, Paris, 1879.

18. J. Hyrtl. — *Handbuch der topographische Anatomie*, Wien, 1882.

19. Morel et Mathias Duval. — *Manuel de l'anatomiste*, Paris, 1888.

20. Rindfleisch. — *Ueber Klammerartige Verbindungen zwischen Aorta und Pulmonarterie* (*Wirchow's Archiv*, 1884, Bd 96).

21. Ph. Sappey. — *Traité d'anatomie descriptive*, t. II, Paris, 1889.

22. Testut. — *Traité d'anatomie humaine*, t. II, Paris, 1890.

23. Debierre. — *Traité d'anatomie humaine*, t. I, Paris, 1890.

24. Lagoutte et Durand. — *Recherches sur les ligaments du Péricarde* (*Gazette hebdomadaire de médecine et de chirurgie*, 1894, nº 6, p. 67).

25. Delorme et Mignon. — *Sur la ponction et l'incision du Péricarde* (*Revue de chirurgie*, nº 10, octobre 1895).

26. W. His. — *Die Anatomische Nomenclatur*, 1895.

Atlas de Bonamy et Broca.

— Bourgery.

— Braune.

— Legendre.

— Pirogoff.

— Symington.

COMPTE RENDU

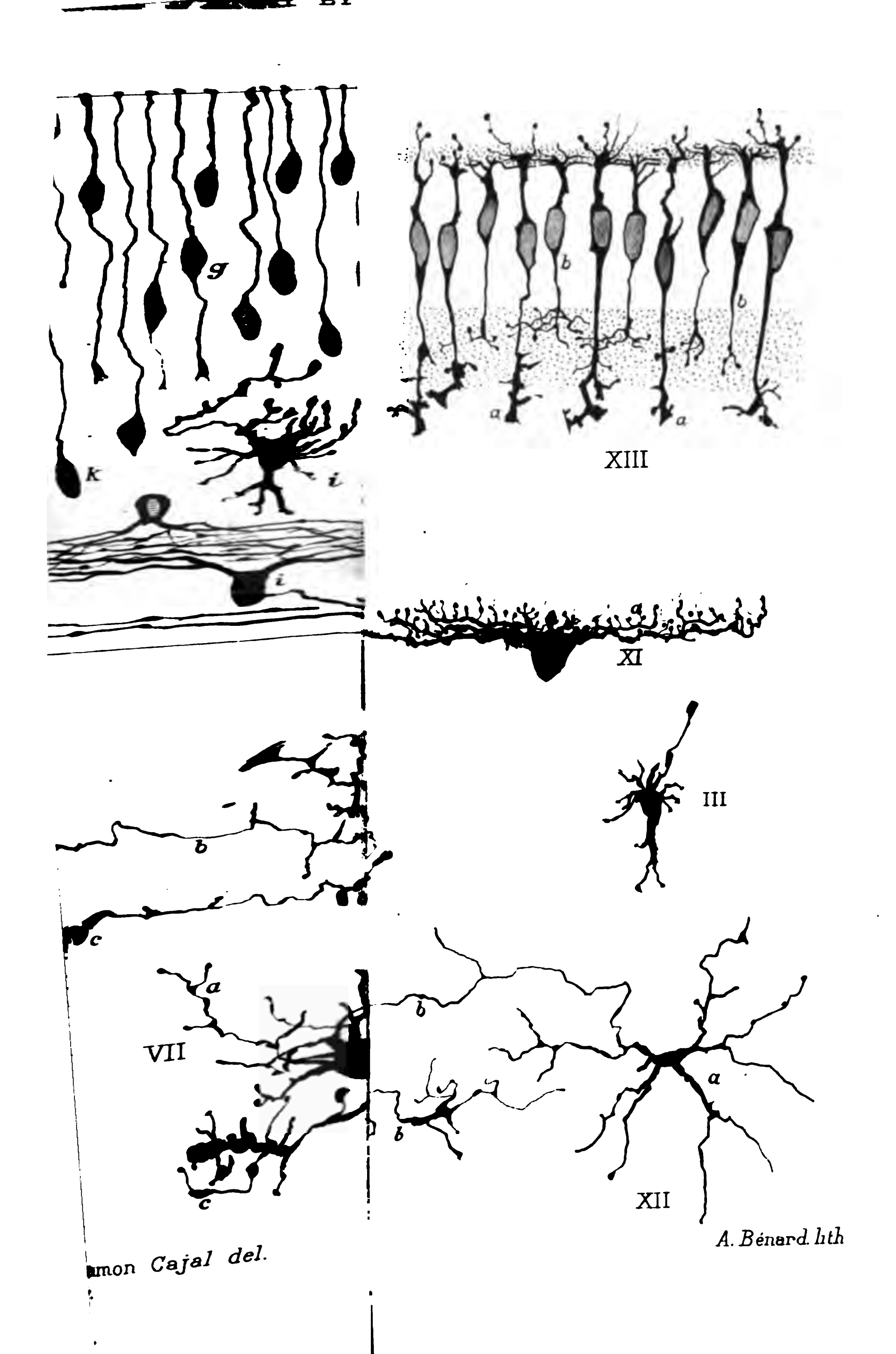
DES TRAVAUX FRANÇAIS ET ÉTRANGERS

Quelques observations sur les muscles peauciers du crâne et de la face dans les races humaines, par Théophile Chudzinski, préparateur au Laboratoire de l'anthropologie à l'École des Hautes-Études, membre de la Société d'anthropologie, lauréat de l'Académie. 1 volume in-8 avec 25 figures hors texte. Masson et Cie, éditeurs.

M. Chudzinski, qui pendant de longues années fut le préparateur d'anatomie et le collaborateur assidu de Paul Broca, vient de publier un travail longuement mûri, fruit de ses dissections pendant vingt-cinq ans. Ce travail comporte l'étude des muscles peauciers de la face et du cou dans les diverses races humaines, de leurs variations, de leurs anomalies, de leurs analogies et différences avec ceux des singes. Si l'on songe que ces muscles sont ceux de la physionomie, c'est-à-dire de l'expression de passion, on conçoit tout l'intérêt de l'ouvrage de M. Chudzinski, aussi bien pour les anatomistes que pour les anthropologistes et les artistes.

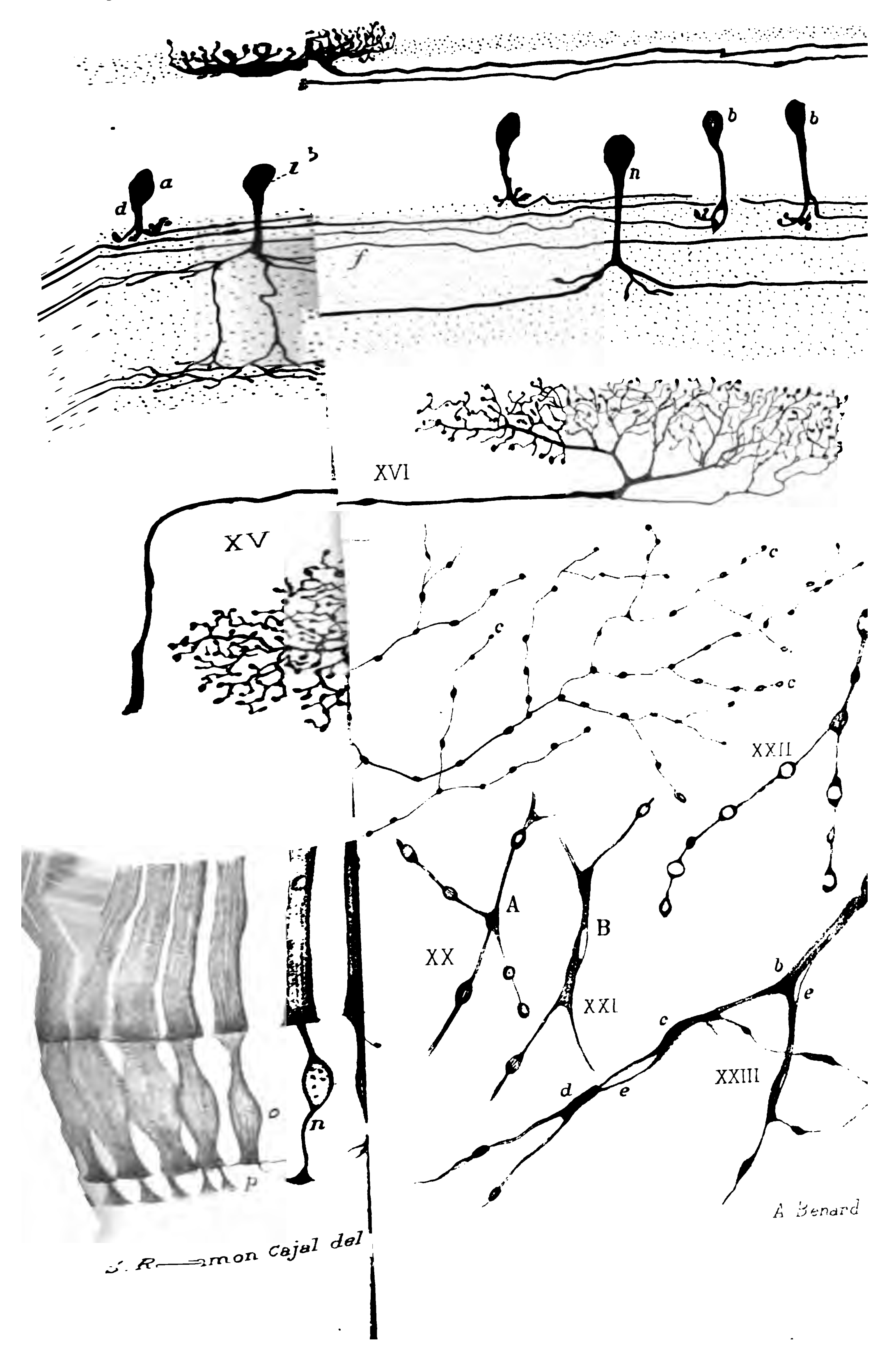
Le propriétaire-gérant : Félix Alcan.

Coulommiers. — Imprimerie Paul BRODARD.



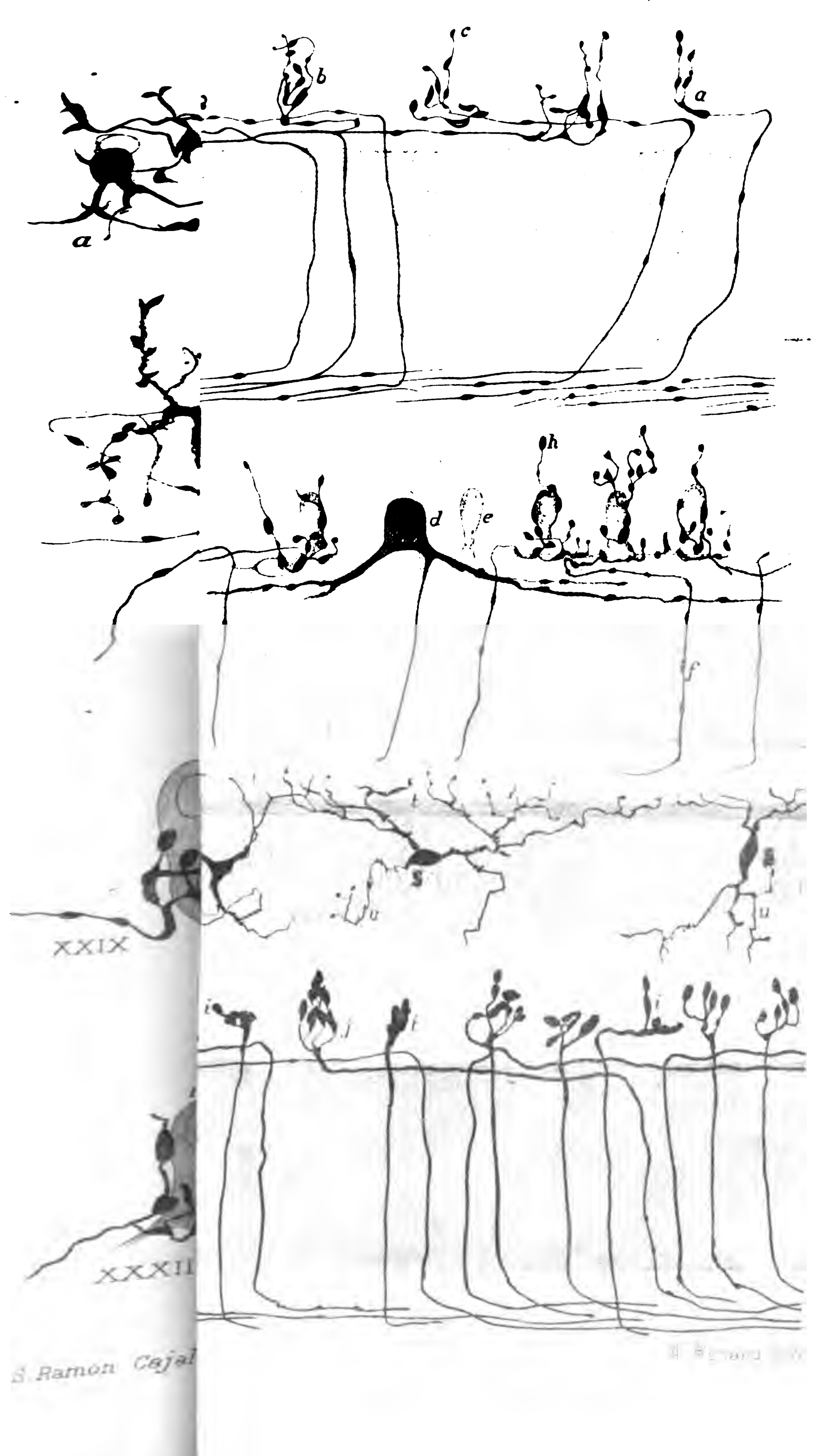
amon Cajal del.

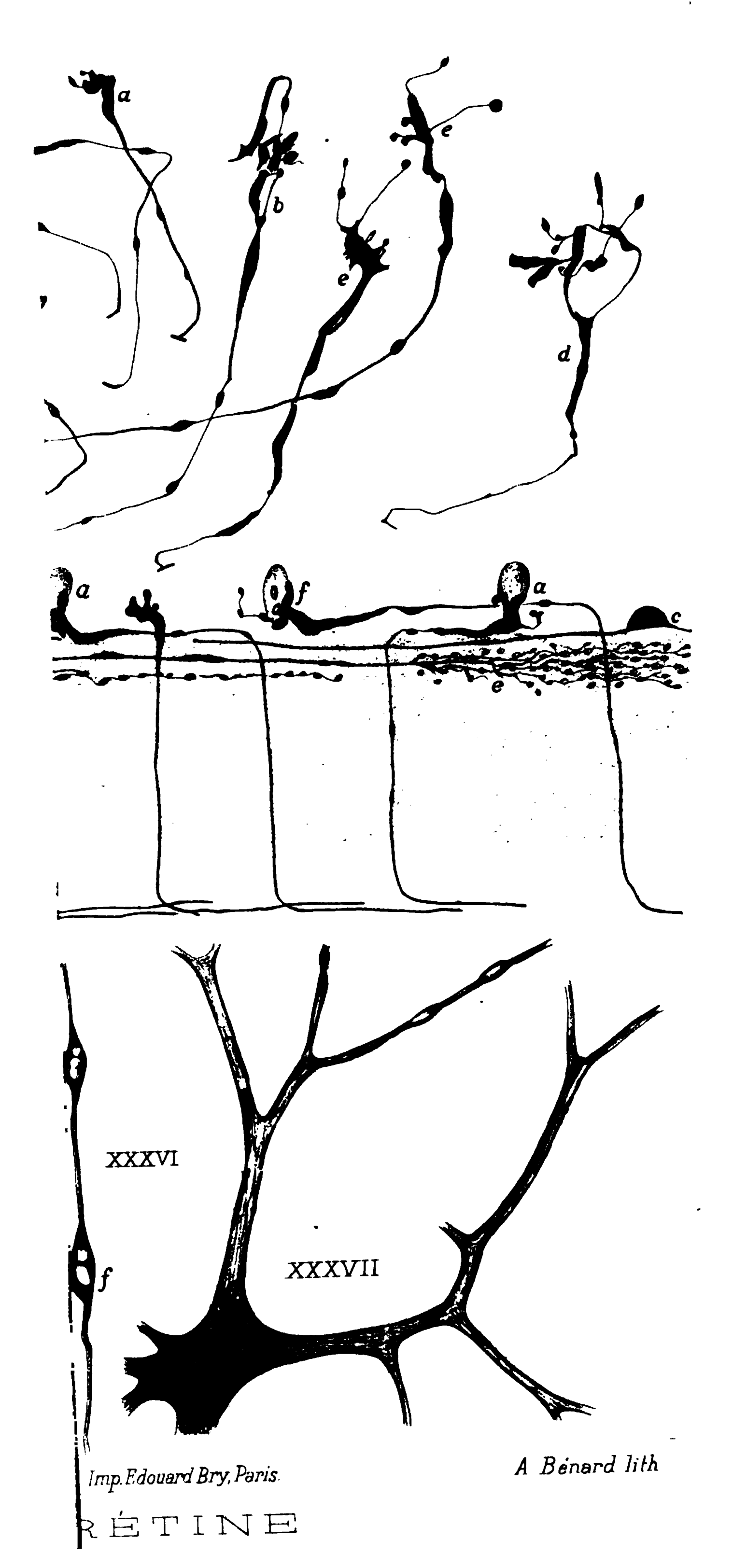
A. Bénard. lith



S. Ramon Cajal del

A Benard


a
b
c
a
d
e
h
f
S
u
S
u
XXIX
i
j
i
XXXII
S. Ramon Cajal


a
b
e
e
e
d
a
f
a
c
e
XXXVI
XXXVII
f
Imp. Edouard Bry, Paris.
A Bénard lith
RÉTINE

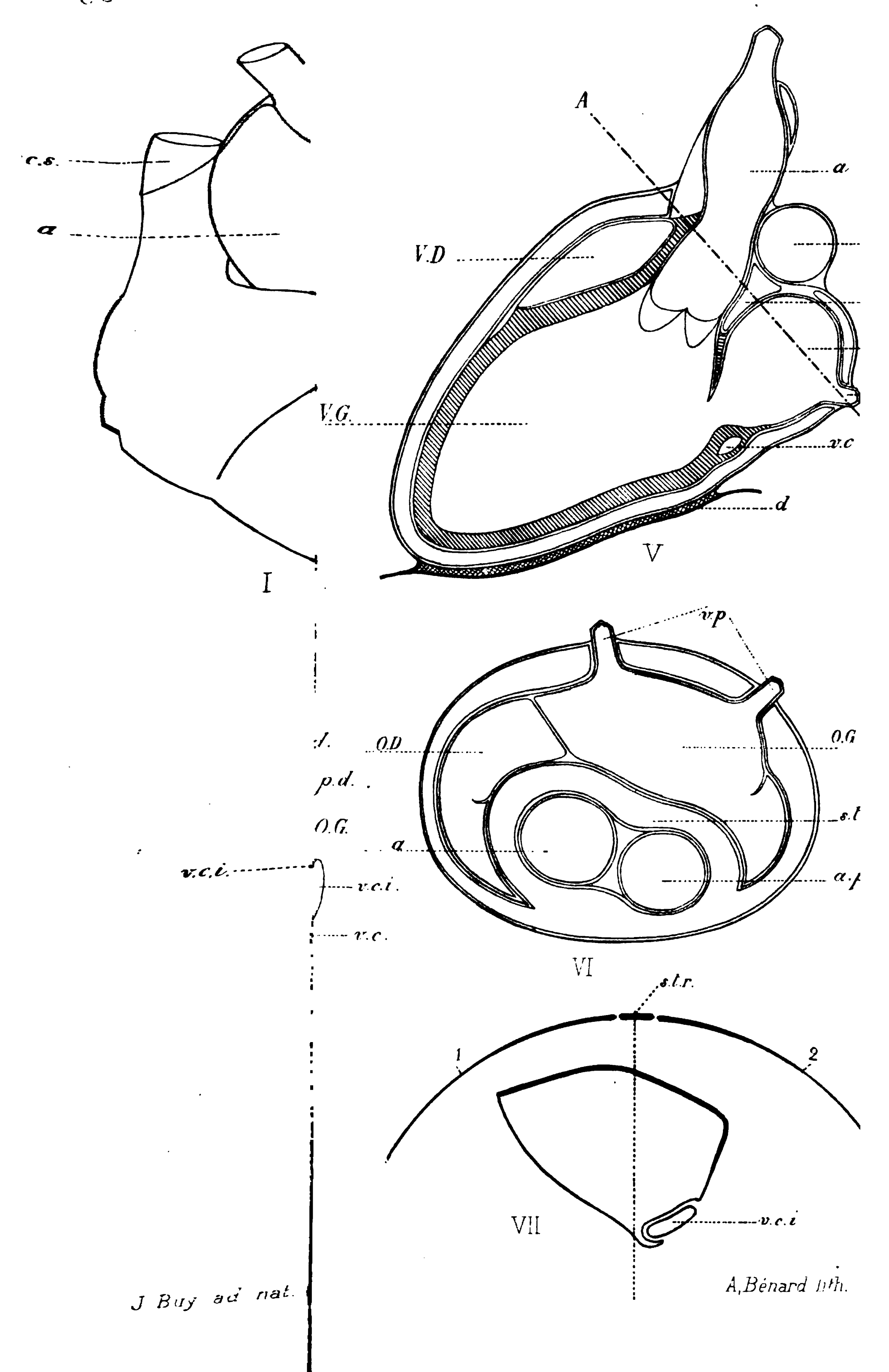

c.s.
a
I
A
a
V.D
V.G.
v.c
d
V
v.p
O.D
O.G
s.t
a
a.p
p.d.
O.G.
v.c.i.
v.c.i.
v.c.
VI
s.t.r.
1
2
VII
v.c.i
J Buy ad nat.
A, Bénard lith.

TABLE DES MATIÈRES

S. RAMON CAJAL. — Nouvelles contributions à l'étude [illegible] de la Rétine et à la question des Anastomoses des pro[illegible] protoplasmiques (Planches XII à XV.) ....

P.-E. LAUNOIS et A. BRANCA. — Étude sur la Troisième [illegible] chez l'homme ....

A. BROCA et O. LENOIR. — Note sur un cas de persistance d[illegible] lage de Meckel avec absence de l'oreille externe du même [illegible] Considérations sur le développement du Maxillaire inférieur [illegible] Osselets de l'Ouïe (avec 11 fig.) ....

J. GIROU. — Note sur un Monstre double sycéphalien [illegible] Materville d'Aurillac (avec 2 fig.) ....

REVUE GÉNÉRALE. — L'anatomie du Péricarde par A. Soulié [illegible] nal. (Planche XVI.) ....

COMPTES RENDUS DES TRAVAUX FRANÇAIS ET ÉTRANGERS. — [illegible] observations sur les muscles peauciers du crâne et de la [illegible] les races humaines, par T. Chudzinski ....

Le *Journal de l'Anatomie et de la Physiologie* paraît tous les [illegible] mois :

CONDITIONS DE LA SOUSCRIPTION

Un numéro .... 3 fr. »
Un an, pour Paris .... 30 »
— pour les départements et l'étranger .... 33 »

CHAQUE LIVRAISON CONTIENT :

1° Des travaux originaux sur les divers sujets que comporte son titre, accompagnés [illegible] [illegible] et en couleurs, et de gravures dans le texte;
2° Des analyses et comptes rendus de travaux présentés aux Sociétés savantes [illegible]
3° Une revue des publications qui se font à l'étranger sur la plupart des sujets [illegible]

IL A EN OUTRE POUR OBJET :

La tératologie, la chimie organique, l'hygiène, la toxicologie et la médecine légale [illegible] rapports avec l'anatomie et la physiologie;
Les applications de l'anatomie et de la physiologie à la pratique de la médecine, [illegible] rurgie et de l'obstétrique.

Les ouvrages à analyser, et tout ce qui concerne la rédaction, doivent être adressés à la librairie FÉLIX ALCAN, 108, boulevard Saint-Germain.

JOURNAL

DE

L'ANATOMIE

ET DE

LA PHYSIOLOGIE

NORMALES ET PATHOLOGIQUES

DE L'HOMME ET DES ANIMAUX

Fondé par CHARLES ROBIN (1864-1885)

Continué par GEORGES POUCHET (1885-1894)

PUBLIÉ PAR MATHIAS DUVAL

Membre de l'Académie de médecine, professeur à la Faculté de médecine

AVEC LE CONCOURS DE

MM. les Drs BEAURÉGARD, TOURNEUX et RETTERER.

XXXIIe ANNÉE, 1896. — No 6. — NOVEMBRE-DÉCEMBRE

PARIS

ANCIENNE LIBRAIRIE GERMER BAILLIÈRE ET Cie

FÉLIX ALCAN, ÉDITEUR

108, BOULEVARD SAINT-GERMAIN, 108

1896

Renouvellement d'abonnement du 1er Janvier 1897.

Cette livraison étant la dernière de l'année 1896, nous prions ceux de nos abonnés qui désirent se réabonner pour l'année 1897, de nous adresser leur renouvellement par l'intermédiaire de leur libraire ou du bureau de poste. — Tout abonné qui ne nous aura pas avisé pour le 31 décembre un avis contraire recevra par l'intermédiaire de la poste une quittance du montant



LES MUSCLES SPINAUX POSTÉRIEURS
(MUSCLES DES GOUTTIÈRES VERTÉBRALES)
LEUR VALEUR MORPHOLOGIQUE

PAR

CH. DEBIERRE et **L. LEMAIRE**
Professeur d'Anatomie à l'Université de Lille. Aide d'Anatomie à l'Université de Lille.

(PLANCHE XVII.)

I

Les *muscles spinaux postérieurs* ont été *décrits* et *compris* d'une façon très variable par les anatomistes des diverses époques et des divers pays. — Quand il ne s'agit que d'indiquer les insertions de ces muscles on s'entend encore à peu près, mais quand on recherche la valeur morphologique de chacun d'eux et leur fonction physiologique on ne s'entend plus du tout. Le fait est que tout est *touffu* dans ces muscles, et que ce n'est que lorsqu'on les a disséqués et isolés avec le plus grand soin et qu'on a longtemps réfléchi sur leur nature qu'on peut s'en faire une idée rationnelle et soutenable.

Les muscles du tronc commençant tous par être métamériques, c'est en définitive ce fait primordial qui doit nous servir de guide dans la recherche de la valeur morphologique des muscles spinaux postérieurs. Malgré leurs connexions dans certains points, malgré leurs insertions multiples, malgré leur groupement en longs faisceaux, en longs muscles en apparence distincts et autonomes, malgré leur aspect en apparence si divers, il faut que ces muscles, bon gré mal gré, se laissent ramener à leur stade initial, à leur valeur primitive, nous voulons dire à leur nature de *chevrons musculaires* ou *muscles segmentaires*.

C'est le but que nous avons poursuivi en reprenant l'étude des muscles spinaux.

II

On a coutume de séparer les muscles spinaux postérieurs en deux groupes : 1° les spinaux dorsaux; 2° les spinaux ou muscles de la nuque. Cette division n'est pas rationnelle; elle est purement systématique. Les muscles spinaux règnent d'un bout à l'autre de la colonne vertébrale; initialement ils ont même valeur segmentaire dans toute son étendue. Si leur aspect varie, chez l'adulte, quand on les étudie dans les diverses régions du rachis, au cou, au dos, aux lombes, à la région sacrée, c'est en raison des adaptations développées durant le cours de la phylogénie. La persistance des côtes seulement dans la région thoracique, leur atrophie et leur disparition dans les régions cervicale et lombaire, la fixité de la portion pelvienne de la colonne vertébrale, la mobilité de la portion cervicale, ont amené des conditions mécaniques nouvelles dans le squelette axial auxquelles ont dû se plier les puissances musculaires de ce squelette.

Nous chercherons donc à faire rentrer dans une même formule les muscles spinaux postérieurs ou dorsaux, qu'ils siègent d'ailleurs dans la région thoracique, aux lombes ou dans la région cervicale.

Les muscles spinaux sont superposés dans les gouttières vertébrales en plusieurs couches. Au niveau du sacrum, ils commencent par une extrémité fusiforme; au niveau des lombes ils sont représentés par une forte pyramide musculo-aponévrotique à laquelle on a donné le nom de *masse commune*; au niveau du thorax, ils emplissent les gouttières vertébrales et à la nuque ils constituent des muscles puissants qui maintiennent la rigidité de la colonne et font mouvoir la tête sur le rachis ou la colonne cervicale sur le tronc.

On peut les diviser, d'une façon générale, en quatre groupes : 1° un *groupe intercostal postérieur* (sacro-lombaire et cervical descendant); 2° un *groupe épino-costal et épino-transversaire* (long dorsal, splenius, transversaire du cou, petit complexus); 3° un *groupe transversaire épineux* (transversaire épineux commun, grand complexus, transversaire épineux du cou); 4° un *groupe surépineux* (long épineux). — A ces quatre groupes, on peut ajouter les *épino-costaux* (muscles dentelés postérieurs), les *transverso-costaux* (m. sur-costaux), les *interépineux* et les *intertransversaires*. Les autres muscles postérieurs du tronc appartiennent, non plus exclu-

sivement au squelette axial, mais ils se rattachent au squelette appendiculaire (trapèze, rhomboïde, angulaire de l'omoplate, grand dorsal).

La couche superficielle des muscles spinaux postérieurs commence à la partie inférieure de la colonne vertébrale par une masse charnue commune (*masse commune*). Cette masse constitue un *muscle sacro-spinal*. Celui-ci vers la partie supérieure de la région lombaire se sépare en deux portions, une externe, le *sacro-lombaire* continué à la nuque par le cervical descendant, une interne, le *long dorsal*, continué à la nuque par le transversaire du cou.

Le sacro-spinal s'insère par l'intermédiaire de l'aponévrose sacro-iliaque (aponévrose lombo-iliaque, aponévrose lombo-dorsale, aponévrose ou tendon de la masse commune) : 1° à la série des apophyses épineuses sacro-lombaires; 2° à la série des tubercules sacrés externes (apophyses transverses des vertèbres sacrées); 3° à l'épine iliaque postérieure et supérieure et à la partie voisine de la crête iliaque. Cette aponévrose ne tarde pas à se fasciculer en des sortes de lanières qui servent de tendons d'origine aux fibres musculaires du sacro-spinal.

III

Intercostal commun postérieur.

(Sacro-lombaire, Ilio-costal, Lombo-costo-trachélien, Intercostal commun.)

L'*Intercostal postérieur* est ce que l'on décrit dans nos traités classiques sous le nom de *sacro-lombaire* y compris son accessoire ou *cervical descendant*. C'est le plus externe des muscles spinaux postérieurs. Il s'étend des gouttières sacrées aux apophyses costiformes des trois ou quatre dernières vertèbres cervicales, en diminuant de volume de bas en haut et forme avec le long dorsal la couche la plus superficielle du muscle sacro-spinal.

Il s'attache en bas : 1° à la tubérosité iliaque; 2° aux tubercules sacrés postéro-externes; ces insertions se font par l'intermédiaire de l'*aponévrose commune d'origine du sacro-lombaire et du long dorsal*.

Une fois dégagé de l'aponévrose, le corps charnu du muscle se porte en haut et légèrement en dehors, le long des côtes, en dedans de leur angle, jusqu'à la partie inférieure de la région cer-

vicale du rachis. Chemin faisant, il émet une série de faisceaux, qui vont se terminer : 1° les faisceaux de la région lombaire aux apophyses costiformes des vertèbres lombaires (côtes lombaires non développées); 2° les faisceaux de la région dorsale, au tubercule externe de l'angle des côtes; 3° les faisceaux de la région cervicale, aux apophyses costiformes des trois ou quatre dernières vertèbres cervicales (côtes cervicales non développées).

Tel est le schéma général.

Il faut ajouter que les fibres musculaires qui proviennent de l'ilion et du sacrum ne fournissent pas tous les faisceaux terminaux du muscle : elles ne fournissent que ceux qui s'attachent aux 6 ou 7 dernières côtes (tubercule externe de l'angle des côtes, bord inférieur des côtes). A cette partie du muscle, Gegenbaur a donné le nom de *sacro-lombaire des lombes*. La partie moyenne ou thoracique du muscle est formée par 5, 6 ou 7 faisceaux (faisceaux accessoires ou de renforcement) qui naissent des 5 ou 7 dernières côtes (tubercule interne de l'angle des côtes, bord supérieur des côtes), en dedans des faisceaux terminaux du sacro-lombaire des lombes. Cette partie du muscle fournit les faisceaux terminaux des 5 ou 6 côtes supérieures (tubercule externe de l'angle des côtes, bord inférieur des côtes). On lui a donné le nom de *sacro-lombaire du dos*. Enfin la partie supérieure ou cervicale du mucsle (cervical descendant, cervical ascendant), provient des 6 ou 7 premières côtes (faisceaux accessoires) qui s'insèrent sur le tubercule interne de l'angle des côtes (bord supérieur). Cette dernière partie du sacro-lombaire va s'insérer (faisceaux terminaux) aux apophyses costiformes des 4e, 5e et 6e vertèbres cervicales. On lui donne le nom de *sacro-lombaire du cou*.

Les faisceaux costaux de la portion inférieure décroissent de volume de bas en haut, tout en augmentant de longueur et s'attachant aux côtes par des tendons aplatis, sauf le premier faisceau costal dorsal qui, beaucoup plus volumineux et plus court que les suivants, reste entièrement charnu et se fixe au bord inférieur de la 12e côte. Les faisceaux costaux de la portion moyenne et ceux de la portion supérieure s'attachent tous aux côtes par des languettes tendineuses, aussi bien pour les faisceaux directs que pour les faisceaux de renforcement.

Les portions lombaire et thoracique du muscle sont ordinairement réunies sous le nom de *muscle sacro-lombaire* ou *muscle*

lombo-costal. A la portion cervicale on réserve le nom de *muscle cervical ascendant*, *muscle accessoire du sacro-lombaire*. De fait le sacro-lombaire cesserait au tendon qu'il fournit à la 6e côte s'il n'était prolongé par le cervical descendant, qui successivement abandonne ses faisceaux de la première à la douzième côte, et jusque et y compris le tubercule costal de l'apophyse transverse de la septième vertèbre cervicale, en longeant la face interne du sacro-lombaire dans sa portion thoracique.

En résumé, la portion lombo-costale du muscle sacro-spinal (*Erector trunci* seu *Opisthothenar*) a nettement conservé ses caractères segmentaires. Destiné à maintenir la colonne vertébrale dans la rectitude et à la redresser (muscle érecteur du tronc), une de ses insertions inférieures s'est déplacée et est venue se fixer sur la partie postérieure de la crête de l'os iliaque (muscle ilio-costal). Ce déplacement d'un des tendons d'origine du sacro-lombaire a été contemporain du développement du squelette appendiculaire, et plus exactement de l'apparition de la ceinture pelvienne. On sait que ces déplacements dans les insertions des muscles ont été fréquents; ils n'ont donc ici rien d'extraordinaire.

Le sacro-lombaire est à peu près le même chez tous les mammifères. C'est ainsi que chez le chien, le lapin, etc., il répète à peu de chose près le dispositif qu'il a dans l'espèce humaine. Chez le *chien*, il se détache en bas de l'ilion (tubérosité iliaque et quart postérieur de la crête iliaque) par l'intermédiaire de l'aponévrose de l'*Extenseur commun du dos* (masse commune de l'anatomie humaine) et aussi de la face dorsale de l'aponévrose du transverse de l'abdomen, et se divise en faisceaux superficiels et externes qui s'insèrent au bord caudal des côtes en sautant deux ou trois espaces intercostaux (faisceaux directs), et en faisceaux profonds et internes qui s'attachent au bord cervical des côtes (faisceaux de renforcement). La digitation tendineuse la plus élevée se fixe à l'apophyse costiforme de la 7e vertèbre cervicale.

Chez le *lapin* la disposition du muscle ne diffère pas de celle que nous venons de donner, et, à s'en rapporter à Chauveau et Arloing (*Anatomie comparée des animaux domestiques*, 3e éd. Paris, 1879, p. 258), il en est de même du cheval, du bœuf, etc.

L'intercostal postérieur, outre qu'il est érecteur de la colonne vertébrale, qu'il peut de plus incliner de son côté s'il agit alors que son congénère du côté opposé reste au repos, est de plus un

muscle respiratoire. Il est *abaisseur des côtes*, partant *expirateur*. Toutefois quand ses deux portions agissent séparément, s'il est expirateur par sa portion inférieure ou lombo-costale, il peut devenir inspirateur (élévateur des côtes) par sa portion supérieure ou cervico-costale.

IV

ÉPINO-COSTAL ET ÉPINO-TRANSVERSAIRE.

(Long dorsal, — Semi-épineux, — Lombo-dorso-trachélien, — Transversaire du cou, — Petit complexus.)

Le muscle sacro-spinal (masse commune) se divise, avons-nous dit, en deux portions vers la partie supérieure de la région lombaire : une portion externe, le sacro-lombaire, une portion interne, le long dorsal.

Le *long dorsal* naît : 1° du tendon iliaque de l'ilio-lombaire (sacro-lombaire) sur la face interne duquel il fixe ses fibres charnues à la façon des barbes d'une plume; 2° de la gouttière sacrée; 3° des tubercules sacrés externes; 4° de la crête épineuse (sommet des apophyses épineuses) des régions sacrée et lombaire, jusque et y compris, l'apophyse épineuse de la 12e vertèbre dorsale.

Toutes ces insertions sont exclusivement charnues. Elles sont recouvertes dans toute la région lombaire, par l'aponévrose d'origine du sacro-spinal (masse commune). Cette aponévrose est nacrée, resplendissante, taillée en lanières; elle donne directement insertion par sa face profonde aux fibres musculaires.

Le long dorsal s'étend de la gouttière sacrée jusqu'à la tête, le long de la gouttière vertébrale correspondante. Dans ce trajet il longe la face interne du sacro-lombaire, contracte des connexions plus ou moins intimes avec le sur-épineux (voy. plus loin) et recouvre le transversaire épineux (voy. plus loin).

Le corps charnu du long dorsal diminue de volume à mesure qu'il s'élève; de sa face ventrale se détachent les faisceaux de terminaison. Ceux-ci sont d'autant plus forts qu'ils sont plus inférieurs. Dans la région lombaire ils sont exclusivement charnus. Les faisceaux supérieurs sont plus grêles et s'insérent par des tendons étroits.

Dans la région lombaire et dans la région thoracique, le long dorsal présente une *double série* de faisceaux terminaux, une série

externe, *faisceaux costaux*, une série interne, *faisceaux transversaires*; dans la région cervicale, il n'a qu'*une série* de faisceaux, les *faisceaux transversaires*.

Dans la région lombaire, les *faisceaux transversaires* vont aux apophyses accessoires ou mamillaires (véritables apophyses transverses) des vertèbres lombaires, et dans la région dorsale ils vont aux apophyses transverses.

Les *faisceaux costaux* vont : 1° dans la région lombaire, aux apophyses costiformes (apophyses transverses) des vertèbres lombaires (ces faisceaux sont charnus et s'insèrent le long du bord inférieur et à la face externe des apophyses costiformes); 2° dans la région dorsale, au bord inférieur et un peu à la face externe des côtes, entre l'angle de la côte et le sommet de l'apophyse transverse correspondante, tantôt par des languettes tendineuses, tantôt par des faisceaux musculaires ou musculo-tendineux. Ces faisceaux sont d'autant plus minces et d'autant plus obliques en dehors et en haut qu'ils sont plus élevés.

Le long dorsal est donc un épino-costal et un épino-transversaire dans sa portion lombo-dorsale.

Cependant on peut aussi lui reconnaître des *faisceaux intertransversaires*, puisque inséré par son tendon d'origine aux tubercules sacrés externes qui sont les représentants des apophyses transverses des vertèbres sacrées, il va plus haut se fixer par des faisceaux sur les apophyses transverses des vertèbres susjacentes. De fait nous verrons que le petit complexus et le transversaire du cou qui continuent à la nuque et à la tête le long dorsal, sont, de par leurs attaches, de vrais intertransversaires.

La portion dorso-cervicale du long dorsal est constituée par le *muscle transversaire du cou*, et sa portion cervico-céphalique par le *muscle petit complexus*.

Le *transversaire du cou, longissimus cervicis* (long dorsal du cou), naît par de courtes fibres tendineuses du *sommet des apophyses transverses* des 5 ou 6 premières vertèbres dorsales. Ces faisceaux donnent naissance, en s'unissant, à un corps charnu que le long dorsal du dos vient renforcer par un faisceau plus ou moins fort (union du long dorsal et du transversaire du cou). Ce corps charnu se porte verticalement en haut et va se terminer sur les *tubercules postérieurs des apophyses transverses des 6 dernières* vertèbres cervicales.

On conçoit donc qu'on ait considéré le transversaire du cou comme l'accessoire du long dorsal. On pourrait l'appeler *cervical descendant interne*, par rapport au cervical descendant du sacro-lombaire auquel on pourrait alors réserver le nom de *cervical descendant externe*.

Le *petit complexus, longissimus capitis* (long dorsal de la tête), naît, par des faisceaux mi-charnus mi-tendineux, de la *base des apophyses transverses des vertèbres cervicales inférieures et des vertèbres dorsales supérieures*. Ces faisceaux se réunissent en un corps charnu aplati, latéralement, *qui reçoit un faisceau du long dorsal* et monte vers la tête entre le transversaire du cou et le grand complexus et va s'attacher, par de courtes fibres aponévrotiques, au *bord postérieur et au sommet de l'apophyse mastoïde* (trachélo-mastoïdien). D'ordinaire, le petit complexus présente une intersection aponévrotique dans son corps (quelquefois plusieurs). Cette coupure fibreuse (sclérotome) accuse très nettement la segmentation de ce muscle. C'est le représentant d'un segment scléreux cervical séparant deux myotomes. Dans la région cervico-cranienne le long dorsal est un *muscle intertransversaire* dont le caractère segmentaire est encore facile à dévoiler. Mal autonomisé dans sa portion lombaire, le long dorsal l'est à un degré élevé dans sa portion cervicale. Là, il s'est subdivisé en muscles distincts isolés par des fascias.

Dans les Quadrupèdes (lapin, chien, porc, mouton, cheval, etc.), le dispositif général du long dorsal (chef interne du sacro-spinal) est le même que dans l'espèce humaine. Au niveau de la région thoracique supérieure il se continue manifestement avec le transversaire du cou qui semble, chez le chien, par exemple, continuer directement le long dorsal dans la région cervicale de la colonne vertébrale. De fait, le long dorsal cesserait au tendon qu'il fournit à l'apophyse transverse de la septième vertèbre cervicale s'il n'était prolongé à la nuque par le transversaire du cou. On peut dire qu'il en est absolument de même dans l'espèce humaine.

Au point de vue physiologique, le long dorsal est extenseur et fléchisseur latéral de la colonne vertébrale. Par sa portion cervico-cranienne (petit complexus), il étend la tête sur la colonne vertébrale, et l'incline de côté quand il n'y a qu'une action unilatérale.

V

Sur-Épineux.

(Épi-épineux du dos, — Long épineux du dos.)

Ce muscle, autonomisé par la première fois par Winslow, n'est plus aujourd'hui décrit par les anatomistes français comme un muscle autonome. On le rattache d'ordinaire au long dorsal (faisceaux de terminaison épineux du long dorsal).

Il est formé par des faisceaux allongés et tendineux à leurs deux extrémités, qui se fixent aux apophyses épineuses des vertèbres, en sautant un segment vertébral au moins. Mais il peut en sauter beaucoup plus. C'est ainsi que dans un cas, attaché à la douziéme vertèbre dorsale et à la première vertèbre lombaire, il allait directement porter ses autres insertions à la première vertèbre dorsale et à la septième vertèbre cervicale, en fournissant en route un large faisceau au long dorsal. Chaque fuseau musculaire est formé par une série de tendons d'origine et longe les apophyses épineuses des vertèbres correspondantes, en se plaçant en dehors d'elles, en dedans des faisceaux internes du long dorsal avec lesquels il s'unit çà et là. Du corps musculaire partent des faisceaux dirigés vers le haut; ces faisceaux se terminent par des tendons qui vont s'attacher aux apophyses épineuses. Le sur-épineux est partagé en deux parties, une inférieure que l'on a appelée *long épineux du dos*, l'autre supérieure, nommée *long épineux du cou.*

Il naît en bas sous la forme de languettes tendineuses du sommet des apophyses épineuses des deux ou trois premières vertèbres lombaires, où s'attache le long dorsal, et des deux dernières vertèbres dorsales ou de la dernière seulement. Les fibres charnues qui font suite à ces tendons se réunissent en un corps musculaire fusiforme qui ne tarde pas à se diviser en un certain nombre de languettes mi-charnues mi-tendineuses allant s'insérer au sommet de la crête épineuse du rachis, de la première à la dixième vertèbre dorsale. Le nombre des languettes est très variable. Il peut descendre à 3 ou 4, et dans ce cas le muscle ne s'élève pas au delà de la septième ou de la sixième vertèbre dorsale. — De leur origine à leur terminaison, les faisceaux de ce muscle décrivent des arcs très allongés, allant d'une épine lombaire à une épine dorsale, les arcs les plus profonds constituant des arcs plus petits, concentriques aux arcs superficiels.

Quelques faisceaux charnus venant du long dorsal se jettent généralement sur le ventre du sur-épineux du dos. C'est ce qui a fait considérer ce muscle comme une dépendanee du long dorsal.

Au cou, il y a un sur-épineux comme il y en a un au dos. Seulement, ici, le sur-épineux est encore plus variable dans son volume et ses insertions. Il est souvent réduit, parfois tout à fait absent.

Il est situé le long de la face latérale du ligament de la nuque, appliqué contre les apophyses épineuses de la région cervicale. Il naît par des faisceaux charnus du sommet des apophyses épineuses des deux premières vertèbres dorsales et des deux ou trois dernières vertèbres cervicales. Ses faisceaux terminaux s'attachent successivement aux apophyses épineuses de la quatrième, de la troisième et de la deuxième vertèbres cervicales (*muscle sur-épineux du cou*).

Ce muscle conserve à peu près, chez les Quadrupèdes (chien, cheval, etc.), la même disposition qu'il a chez l'homme.

Il est facile de lui reconnaître la disposition segmentaire. Sa fonction est d'étendre directement la colonne vertébrale.

VI

Transversaire épineux.

Au-dessous du sacro-spinal est une couche musculaire couchée dans le fond de la gouttière vertébrale (gouttière épino-transversaire). Cette couche musculaire, à trajet obliquement ascendant transverso-épineux, constitue le *muscle transversaire épineux.*

Étendu du sacrum à l'axis, tour à tour croissant et décroissant selon la mobilité même des diverses régions qu'il traverse, le transversaire épineux est formé par un très grand nombre de faisceaux qui montent obliquement d'une apophyse transverse aux apophyses épineuses des 3 ou 4 vertèbres placées au-dessus. Ces faisceaux forment plusieurs couches, en ayant entre eux maintes unions. On peut les séparer en trois groupes superposés : 1° Un groupe superficiel, composé de faisceaux longs et montant presque verticalement; ces faisceaux recouvrent au moins 4 vertèbres. 2° Un groupe moyen, composé de faisceaux moins longs et plus obliques; ils ne recouvrent que 2 à 3 vertèbres. 3° Un groupe profond, composé de faisceaux courts, dirigés très obliquement; ils ne passent qu'au-dessus

d'une vertèbre ou même s'étendent directement d'un segment vertébral au suivant.

Dans la région lombo-dorsale, ces couches sont mal autonomisées; elles ne se distinguent les unes des autres que par le trajet de leurs fibres. Dans la région cervicale, au contraire, elles sont bien distinctes et isolées en muscles particuliers par des fascias.

C'est en tenant compte de ces couches du transversaire épineux que les vieux anatomistes français et la plupart des anatomistes étrangers (Henle, Gegenbaur, Quain, H. Morris, A. Macalister, etc.), décrivent : 1° un *transversaire épineux superficiel* (semi-spinalis) divisé en trois tronçons : *a*, un *transversaire épineux du dos* (semi-spinalis dorsi); *b*, un *transversaire épineux du cou* (semi-spinalis cervicis); *c*, un *transversaire épineux de la tête* (semi-spinalis capitis, grand complexus). Ce muscle est constitué par les faisceaux longs. 2° Un *transversaire épineux moyen, muscle compliqué de l'épine* (m. multifidus), et 3° un *transversaire épineux profond.*

1° *Transversaire épineux superficiel.* — 1. Le *transversaire épineux du dos* naît des apophyses transverses des 6 ou 7 dernières vertèbres dorsales par autant de faisceaux distincts et va s'attacher, par un nombre variable de faisceaux tendineux, aux apophyses épineuses des vertèbres sus-jacentes, le plus ordinairement les 5 ou 6 premières dorsales et les 2 dernières cervicales.

2. Le *transversaire épineux du cou* naît des apophyses transverses des 5 ou 6 premières vertèbres dorsales et va s'insérer par autant de faisceaux tendineux aux apophyses épineuses des 5e, 4e, 3e et 2e vertèbres cervicales.

3. Le *transversaire épineux de la tête* (muscle grand complexus), a des origines vertébrales presque entièrement communes avec celles du transversaire épineux du cou. Il prend naissance par des tendons sur le sommet des apophyses transverses des 4, 5 ou 6 premières vertèbres dorsales, et par des faisceaux mi-charnus mi-tendineux sur la base des apophyses transverses des 4 dernières vertèbres cervicales, et assez souvent aussi par un ou deux faisceaux charnus grêles sur les apophyses épineuses de la première vertèbre dorsale et de la septième vertèbre cervicale. Ces faisceaux en se réunissant successivement de bas en haut constituent un corps charnu aplati, qui monte vers la tête en recouvrant le transversaire épineux du cou, et va s'attacher entre les deux lignes courbes de l'occipital, immédiatement sur le côté de la crête occipitale

externe (apophyse épineuse de la vertèbre crânienne postérieure).

Chez un de nos sujets, il s'étendait des apophyses transverses des 6 premières vertèbres dorsales aux apophyses épineuses des septième et sixième vertèbres cervicales. Cette portion, isolée du reste du muscle, formait une sorte de *grand complexus du dos.*

Le corps du grand complexus est le plus ordinairement composé de deux faisceaux parallèles et inégaux en volume, seulement accolés l'un à l'autre. Le faisceau interne (ou dorsal) venant des vertèbres dorsales est étroit et présente vers sa partie moyenne un tendon intermédiaire sur lequel s'attachent les deux fuseaux du muscle situés l'un au-dessous, l'autre au-dessus du tendon. Cet aspect digastrique a fait décrire à part ce chef du transversaire épineux de la tête sous le nom de *muscle biventer cervicis, muscle digastrique de la nuque.*

Le faisceau externe (ou ventral) du muscle, plus large, vient des vertèbres cervicales. C'est le *grand complexus.*

Le transversaire épineux de la tête est parcouru par une ou plusieures coupures tendineuses qui sont les vestiges de la division métamérique primitive (cloisons sclérotomiques séparant les myotomes).

Les deux chefs du grand complexus sont presque aussi souvent confondus que séparés. Leurs tendons d'origine sont soumis à de nombreuses variations de nombre. Il arrive fréquemment que le transversaire épineux du dos et le transversaire épineux du cou se continuent l'un avec l'autre sans ligne de démarcation bien nette.

2° *Transversaire épineux moyen.* — C'est le *muscle compliqué de l'épine*, c'est le *multifidus* des auteurs classiques. Il s'étend du sacrum à l'axis. Il est plus développé dans la région lombaire que dans les régions thoracique et cervicale. Recouvert par le transversaire épineux superficiel dont il se distingue par l'obliquité beaucoup plus considérable de ses fibres, il recouvre le transversaire épineux profond qui s'en distingue aussi par la direction de ses fibres. Mais ces trois couches musculaires superposées se continuent insensiblement les unes avec les autres. Les deux dernières surtout sont en grande partie confondues, et certains auteurs (Krause, Trolard) se refusent à en faire deux muscles séparés.

Le *muscle multifidus* s'attache : *a*, au sacrum, aux tubercules sacrés externes, homologues des apophyses transverses, et aussi à l'aponévrose sacro-lombaire ; *b*, aux lombes, aux apophyses mamillaires

(véritables apophyses transverses); *c*, au dos, aux apophyses transverses; *d*, au cou, aux 4 dernières apophyses transverses. Les faisceaux terminaux du muscle vont s'insérer sur le bord inférieur et la face externe des apophyses épineuses, en sautant de 2 à 3 vertèbres.

3° *Transversaire épineux profond.* — Ce muscle ne peut être séparé du précédent qu'artificiellement. Aussi certains anatomistes, nous l'avons vu, se refusent-ils à séparer le multifide du transversaire épineux profond.

Ce dernier est composé de faisceaux musculaires aplatis, ***muscles rotateurs de l'échine***, qui s'étendent, les uns, légèrement obliques, d'une apophyse transverse d'une vertèbre à la base de l'apophyse épineuse d'une autre vertèbre en sautant un segment vertébral (***rotateurs longs***), les autres, presque transversaux, à l'arc vertébral de la vertèbre située immédiatement au-dessus (***rotateurs courts***).

Mais en réalité on a compliqué la description du transversaire épineux. Le transversaire épineux superficiel qu'on a divisé en transversaire épineux du dos et transversaire épineux du cou, aurait pu se voir adjoindre un nouveau tronçon, un transversaire épineux des lombes. En effet, il y a assez souvent un faisceau triangulaire, aplati, du transversaire épineux superficiel qui, inséré par son sommet sur les tubercules sacrés externes et la face profonde du « fascia lombo-dorsal », et par sa base aux apophyses épineuses des 2 ou 3 dernières vertèbres dorsales, de toutes les vertèbres lombaires et de la première sacrée, est assez séparé du reste du muscle, pour pouvoir être regardé comme un transversaire épineux des lombes. D'autre part, si le transversaire épineux du cou se laisse assez facilement isoler du reste du transversaire épineux, il n'en est pas de même du transversaire épineux du dos. Sans doute, à la région dorsale supérieure et à la région cervicale surtout, il y a renforcement des faisceaux, mais cela tient à une question de mécanique.

Nous ne voyons donc pas d'avantage à tronçonner exagérément le transversaire épineux superficiel, pas plus que nous ne comprenons qu'on sépare le multifide des « rotateurs » de l'épine. Ces derniers ne sont pas limités au dos, comme on l'a dit à tort (Testut, *Anatomie*, t. I, p. 568), car, comme l'a décrit Trolard (*Les muscles spinaux*, Alger, 1892, p. 9 et 20), ils existent aussi dans les autres

régions, et celui de la dernière vertèbre lombaire, notamment, est très distinct.

Au fond, il n'y a qu'un muscle transversaire épineux, mais comme les faisceaux de ce muscle n'ont ni la même longueur, ni la même direction ni les mêmes insertions, on a fait de ces divers faisceaux superposés autant de muscles, soit trois muscles, le transversaire épineux superficiel, le transversaire épineux moyen ou muscle multifide et le transversaire épineux profond (*muscles rotatores*).

On peut schématiser le transversaire épineux, et dire avec Trolard, que d'une façon générale, le transversaire épineux se compose de 4 faisceaux typiques superposés, dont les insertions mobiles sont : 1° le faisceau le plus superficiel, le plus long, le plus externe et le plus oblique, va s'attacher au sommet de l'apophyse épineuse de la quatrième vertèbre, située au-dessus de celle qui fournit l'insertion fixe (*faisceau sus-épineux*, *muscle épineux superficiel*, *muscle semi-épineux*); 2° le second faisceau va à la partie inférieure et à la base de l'apophyse épineuse de la troisième vertèbre située au-dessus (*faisceau sous-épineux*, *muscle multifide*); 3° le troisième faisceau va au bord inférieur de la lame de la deuxième vertèbre située au-dessus (*rotateur long*); 4° le quatrième et dernier faisceau, très oblique, presque horizontalement couché, va au bord inférieur de la lame de la vertèbre immédiatment sus-jacente (*rotateur court*).

Voilà la formule du transversaire épineux. Elle est assez facile à vérifier à la région lombaire où le scalpel n'a point trop de peine à isoler le chevron musculaire. Mais il ne faut pas s'attendre à la retrouver partout et toujours avec un type aussi nettement dégagé. Parfois des faisceaux font défaut, ou bien sont réunis par des fibres charnues allant de l'un à l'autre. A la région sacrée les chevrons sont confondus en une masse charnue qui occupe tout le fond de la gouttière sacrée et contracte des connexions intimes avec la masse du sacro-spinal qui la recouvre. A la région cervicale le premier chevron n'a que trois faisceaux. Le chevron qui naît de l'apophyse transverse de la quatrième vertèbre n'a que deux faisceaux, celui qui vient de la troisième n'a qu'un faisceau qui va s'attacher sur l'épine de l'axis. D'autre part, très volumineux à la région lombaire et à la région cervicale supérieure, ces chevrons sont beaucoup moins développés dans le reste de l'étendue de la colonne vertébrale.

Chez les Mammifères quadrupèdes, le dispositif du transversaire épineux est fondamentalement le même que chez les bipèdes (Cheval, Chien, Lapin, etc.).

Bref, d'un bout à l'autre des Mammifères, le transversaire épineux est un des muscles de la région postérieure du tronc qui a le mieux conservé les caractères segmentaires.

Le transversaire épineux, au point de vue fonctionnel, est un muscle *rotateur de la colonne vertébrale.*

VII

Si nous résumons en quelques mots la morphologie des muscles spinaux postérieurs, nous dirons :

1° Que le sacro-spinal (masse commune) se divise en deux muscles : un externe, le sacro-lombaire ou ilio-costal qui est un *intercostal commun postérieur* (le cervical ascendant est sa portion cervicale), et un interne, le long dorsal qui est un *épino-costal*, un *épino-transversaire*, et un *intertransversaire*, continué au cou par le transversaire du cou et le petit complexus (qui sont des intertransversaires). A l'épino-transversaire appartient aussi le splénius « épino-transversaire du cou et de la tête ».

2° Que le transversaire épineux est au fond le même sur toute l'étendue de la colonne vertébrale (transversaire épineux commun), mais qu'il s'est particulièrement bien individualisé dans la région lombaire et surtout dans la région cervicale, où il constitue deux muscles superposés et recouverts d'une gaine particulière, le grand complexus (transversaire épineux superficiel) et le transversaire épineux du cou (transversaire épineux commun ou transversaire épineux profond).

VIII

A côté des muscles spinaux postérieurs, il est d'autres muscles qui ont conservé le caractère segmentaire type. De ce nombre sont les *Interépineux* qui comprennent successivement de bas en haut les épineux de la région sacrale, les épineux des lombes (5 paires, peu développées), les épineux du dos (interépineux dont la première paire est constante, les 3 premières assez fréquentes, les intermédiaires généralement absentes, — long épineux du dos) et les épineux du cou (interépineux cervicaux, 6 paires) et de la tête

(grand et petits droits postérieurs). Les ***Intertransversaires*** sont encore d'autres petits muscles à caractère segmentaire nettement tranché. Au cou, ils sont au nombre de 7 paires, 14 pour chaque côté, parce qu'il y en a 2 pour chaque espace intertransversaire, un ventral et un dorsal.

Les ventraux s'insèrent aux apophyses costiformes des vertèbres et représentent des ***intercostaux cervicaux***; les dorsaux s'attachent aux apophyses transverses (bras dorsal de l'apophyse dite transverse) et sont de vrais intertransversaires. Le ***droit latéral de la tête*** est le premier intercostal du cou, le petit oblique ou oblique supérieur de la tête est le premier intertransversaire.

A la région dorsale, les intertransversaires sont rudimentaires, en grande partie transformés en tissu fibreux (ligaments intertransversaires). A la région dorsale inférieure il n'est toutefois pas rare qu'ils persistent à l'état charnu, mais en pareille circonstance ils sont toujours très peu développés. Le douzième intertransversaire dorsal est le plus volumineux. Il rappelle les intertransversaires des lombes.

A la région lombaire, il y a 5 paires d'intertransversaires, dont le dernier se fixe en bas à l'apophyse latérale de la première vertèbre sacrée. Chacun de ces muscles est formé de deux faisceaux dont la valeur morphologique est différente. L'un de ces faisceaux est ***postérieur***; il s'attache au tubercule mamillaire de la vertèbre lombaire sus-jacente et au même tubercule de la vertèbre sous-jacente : c'est un ***intertransversaire***. L'autre faisceau est ***antérieur***, il se fixe aux apophyses costiformes : c'est un ***intercostal lombaire***.

Le muscle ***sacro-coccygien postérieur*** (extenseur du coccyx), lui-même, homologue à l'extenseur de la queue des animaux, rentre manifestement dans le groupe des muscles segmentaires postérieurs. Il s'est considérablement réduit dans l'espèce humaine et a perdu progressivement ses chevrons à mesure que s'atrophiait l'appendice caudal.

A ces muscles, on peut encore joindre les ***muscles scalènes***.

On a beaucoup discuté sur le groupe musculaire scalénique. Les anciens anatomistes français (voy. Sabatier, ***Traité d'anatomie***, t. I, p. 444, 3e éd. Paris, 1791) et étrangers (voy. Meckel, ***Manuel d'anatomie***, t. II, p. 100, Paris, 1825), et depuis les anatomistes étrangers modernes et contemporains, admettent trois scalènes. Au contraire, Riolan, Chaussier, Dionis, et plus récemment Sebileau

(*Démonstrations d'Anatomie*, Paris, 1892, p. 224) n'acceptent qu'un seul scalène.

D'autre part, tandis que les uns font attacher le scalène antérieur au tubercule antérieur (apophyse costiforme) des vertèbres cervicales et le scalène postérieur au tubercule postérieur (apophyse transverse), à l'exemple de Sabatier, Meckel, Gegenbaur, Paul Poirier, etc., — les autres (Krause, Dollo, Sébileau) font insérer tous les tendons des scalènes aux tubercules antérieurs (apophyses costiformes) des vertèbres cervicales. D'où, selon les premiers, le scalène antérieur qui s'étend des apophyses costiformes des vertèbres cervicales au tubercule de Lisfranc de la première côte dorsale est un long intercostal, et le scalène postérieur, dont le scalène moyen n'est qu'une dépendance, un long transverso-costal (sur-costal, élévateur costal), — alors que pour les seconds, les scalènes attachés en haut aux apophyses costiformes des vertèbres cervicales et en bas aux deux premières côtes dorsales sont des *longs intercostaux externes*.

D'après nos dissections personnelles, nous devons admettre que chez l'homme le scalène antérieur insère ses tendons sur le tubercule ventral des apophyses transverses des vertèbres cervicales, et le scalène postérieur sur le tubercule dorsal. Aussi faisons-nous du scalène antérieur un long intercostal et du scalène postérieur un transverso-costal, appartenant au groupe des muscles sur-costaux (releveurs des côtes). Mais, nous devons avouer aussi que d'après nos dissections du Chien, tous les scalènes s'attachent sur le tubercule postérieur ou transversaire des vertèbres cervicales; d'où, chez le Chien, les scalènes seraient tous de longs transverso-costaux ou sur-costaux. Le type scalénique des Quadrupèdes ne serait donc pas le type des Bipèdes.

L'empiétement du scalène postérieur sur la troisième et quatrième côte, — empiétement qui serait assez fréquent chez les Nègres, d'après Chudzinski, — rappelle la disposition des scalènes des Quadrupèdes. Chez le Chien par exemple, le scalène postérieur descend jusqu'à la cinquième et même la sixième côte.

Les *petits dentelés postérieurs* sont des épino-costaux, le *rhomboïde* et le *trapèze* des épino-scapulaires, le *grand dorsal* un épino-huméral. Dans tous ces muscles, comme dans les muscles thoraciques (grand pectoral, petit pectoral, grand dentelé) et les muscles abdominaux (grand oblique, petit oblique, transverse de

l'abdomen, grand droit et le diaphragme lui-même), l'origine segmentaire est évidente au moins pour une de leurs insertions. A l'autre insertion, la disposition segmentaire a disparu parce que ces muscles sont entrés en relation avec le squelette appendiculaire.

Quant aux petits dentelés postérieurs, au nombre de deux chez l'homme, l'un supérieur, l'autre inférieur, réunis entre eux par une lame fibreuse (aponévrose des dentelés), ayant conservé intégralement leur disposition segmentaire, ils dérivent du dentelé postérieur unique des Quadrupèdes. Chez les Rongeurs (*Lapins*), chez les Prosimiens (*Tarsius*), ce muscle est encore unique, mais on y constate déjà une ébauche de sa division, car les faisceaux moyens sont moins développés que les antérieurs et les postérieurs. Chez certains Prosimiens la division est complète (C. Gegenbaur, *Lehrbuch der Anatomie des Menschen*, Leipzig, 1883, p. 315). Dans l'espèce humaine, la partie moyenne du muscle a disparu par atrophie, ou plutôt elle s'est transformée en tissu fibreux, en une aponévrose intermédiaire que l'on a appelée l'*aponévrose des dentelés.*

En suivant l'évolution des muscles dentelés postérieurs, on saisit facilement leur rétrogradation successive. C'est ainsi que chez le Cheval il y a bien 2 dentelés, mais ces 2 muscles se touchent et ne diffèrent l'un de l'autre que par la direction de leurs fibres. Ils se rapprochent tellement qu'ils semblent, à première vue, ne former qu'un muscle unique (voy. Chauveau et Arloing, *loc. cit.*, p. 254 et 255, fig. 116).

Le chien a bien aussi deux dentelés postérieurs, ainsi que l'ont décrit et figuré E. Ellenberger et H. Braun (*Anatomie du Chien*, trad. J. Deniker, Paris, 1894, p. 143 et 144), mais l'antérieur est considérable et étend ses digitations de la deuxième à la dixième côte, c'est-à-dire jusqu'à la ligne d'insertion costale du dentelé postérieur et inférieur qui attache ses trois digitations aux trois dernières côtes.

En résumé les muscles spinaux postérieurs qui dérivent des segments musculaires (myotomes, plaques musculaires, somites) de la plaque dorsale ou vertébrale, ont nettement conservé leur caractère segmentaire. Leur disposition typique de *Chevrons musculaires* est facile à retrouver. Si, à première vue, ces muscles ont l'aspect de longs muscles bien individualisés, le scalpel, en les décomposant avec soin, montre qu'en réalité ils sont composés d'une série de faisceaux musculaires courts, sautant un, deux ou plusieurs seg-

ments vertébraux, parfois s'étendant encore entre deux segments seulement. Si ces muscles initialement segmentaires, disposés par paire entre les segments du tronc, ont perdu ce cachet primitif, c'est en vertu des métamorphoses successives qu'ils ont éprouvées dans le cours de la phylogénie. Ils ont dû s'adapter à des conditions mécaniques nouvelles; destinés à maintenir, à redresser, à courber, en un mot à mouvoir la colonne vertébrale et la tête, ils se sont spécialisés en but de ces fonctions. Pour acquérir dans l'effort plus de coordination et de synergie, les muscles segmentaires se sont réunis, associés et groupés, de façon à ne plus former que de longs muscles isolés, agissant désormais, non plus seulement sur deux segments métamériques du tronc, mais sur toute une série de segments. En un mot, les muscles segmentaires du tronc ont suivi l'évolution du squelette axial qui s'est différencié et spécialisé en plusieurs tronçons à mouvements combinés et inséparables. Là encore se vérifie le vieil adage : « C'est la fonction qui fait l'organe. »

Explication de la planche XVII.

Fig. 1. — *a*, muscles sacro-lombaire et *a'*, cervical descendant; — *b*, long dorsal et *b'*, long épineux du dos; — *c*, grand complexus; — *c'*, petit complexus; — *d*, aponévrose sectionnée de la masse commune.

Fig. 2. — Transversaire épineux. A droite, plan superficiel. A gauche, plan profond. — *a*, *a*, transversaire épineux ; *b*, *b*, transverso-costal ; — *c*, *c*, intertransversaires.

RECHERCHES

SUR LE

DÉVELOPPEMENT DU PANCRÉAS ET DU FOIE

(SÉLACIENS, REPTILES, MAMMIFÈRES)

Par le Dr A. BRACHET

Assistant à l'Université de Liège.

(Travail de l'Institut Anatomique, Directeur : A. SWAEN.
Pl. XVIII, XIX et XX.)

Depuis quelques années, l'étude des premières phases du développement du foie et du pancréas est devenue un sujet de prédilection pour les embryologistes.

Les travaux se succèdent, nombreux, et portant sur des groupes variés de Vertébrés. Aussi un bon nombre de faits, nouveaux et importants, sont-ils dès maintenant bien établis.

Il s'en faut cependant que ces travaux soient concordants en tous points.

En ce qui concerne le développement du foie, notamment chez les Mammifères, les travaux récents de *Félix* (11) et de *Hammar* (15) ne concordent guère plus entre eux que ceux, plus anciens, de *His* (5, 6) et de *Kölliker* (3).

Tandis que *Kölliker* et *Félix* font provenir le foie de deux bourgeons de la paroi ventrale du tube digestif, *His* et *Hammar* n'en ont jamais vu qu'un seul.

De plus, les deux bourgeons décrits par *Félix* ne sont pas exactement les mêmes que ceux décrits par *Kölliker*.

Pour ce qui est des autres groupes de Vertébrés, les oiseaux ont été bien étudiés, au point de vue du développement du foie, par

Félix (11), et ses observations ont été, en général, confirmées par *Hammar* (15).

Les Sélaciens ont été étudiés par *Balfour* (4) et par *Hammar* (15), et les résultats obtenus par ces deux auteurs sont fort semblables.

Les Reptiles ont été un peu négligés à ce point de vue.

Hoffmann (7) n'en dit que quelques mots, et il n'y a guère que *Hammar* (15) qui en ait fait une étude quelque peu détaillée.

D'après lui, le foie se développerait chez le Lézard, aux dépens d'un seul bourgeon fourni par la paroi ventrale du tube digestif.

Quant au développement du pancréas, il est actuellement établi que dans tous les groupes de Vertébrés étudiés jusqu'à présent (les Sélaciens et les Cyclostomes font seuls exception) il existe, outre le pancréas dorsal, connu et décrit depuis longtemps, un ou plutôt deux pancréas ventraux provenant de la paroi ventrale du duodénum, ou du canal cholédoque.

Ces pancréas ventraux ont été décrits, chez les Amphibiens, par *Götte* (2) et par *Göppert* (8); chez les Téléostéens, par *Goppert* (9), *Stoehr* (16) et *Laguesse* (17), chez les Ganoïdes par *Kupffer* (12). *Götte* (1) et *Félix* (11) en ont reconnu l'existence chez les Oiseaux, *Saint-Remy* (20) et *Janosik* (21) chez les Reptiles; enfin, *Stoss* (10), *Félix* (11), *Hamburger* (14), *Wlassow* (22) et *Jankelowitz* (23), les ont décrits chez les Mammifères.

Je me borne à ce court exposé bibliographique, car j'aurai l'occasion, dans le cours de ce travail, de revenir sur les études publiées antérieurement, soit pour les discuter, soit pour les compléter, soit parfois pour en concilier les résultats.

Les recherches publiées sur le développement du foie semblent montrer que ce développement se fait de façon très différente suivant les groupes de Vertébrés. Chez les uns, il procéderait d'un seul bourgeon du tube digestif; chez d'autres, de deux ou même de trois bourgeons. La vésicule biliaire ne se formerait qu'ultérieurement, aux dépens de l'un de ces bourgeons.

Il nous a paru important de rechercher si l'on ne pouvait pas rattacher ces aspects différents à un seul et même processus, et si la toute première ébauche du foie ne se présentait pas d'une façon très semblable dans les différents groupes de Vertébrés.

D'un autre côté, les idées récemment émises par *Kupffer* (13) au sujet de l'origine et de la valeur réelle des ébauches hépatiques et

pancréatiques, idées sur lesquelles nous aurons à revenir, nécessitaient de nouvelles recherches, approfondies, sur ce point d'embryologie.

Je me suis adressé, pour faire cette étude, à un Sélacien, Torpedo ocellata; à un Reptile, Lacerta muralis, et à un Mammifère, le Lapin.

Je me fais un devoir et un plaisir de remercier mon excellent maître M. le professeur *Swaen*, qui, après m'avoir fourni le matériel nécessaire, a bien voulu me guider de ses conseils dans ces recherches longues et difficiles.

Je subdiviserai l'exposé qui va suivre en quatre parties : la première sera consacrée à l'étude du développement du pancréas et des canaux biliaires chez la Torpille; la seconde, à cette étude chez le Lézard; la troisième, chez le Lapin; enfin, la quatrième partie sera réservée aux conclusions générales.

SÉLACIENS (TORPEDO OCELLATA).

Les premières phases du développement du foie ont été étudiées par *Balfour* (4). Plus récemment, *Hammar* (15) a repris cette question chez Torpedo ocellata, et ses observations confirment, en général, celles de *Balfour*.

Mes propres résultats sont aussi assez semblables à ceux de *Hammar*. Je tiens cependant à envisager les choses d'un peu plus près, et d'une façon plus détaillée que ne l'ont fait mes prédécesseurs. Je décrirai trois embryons de Torpille, correspondant à peu près aux stades I, K, L de *Balfour*.

Le modèle, obtenu par la méthode de *Born*, du premier de mes embryons ressemble assez bien au modèle *a* de *Hammar*. Nous allons cependant entrer dans quelques détails au sujet de cet embryon.

Dans tout son trajet au niveau du cœur et de la partie antérieure du sinus veineux, le tube digestif, courant parallèlement à la paroi dorsale du corps présente une forme circulaire, ou légèrement ovalaire, à grand axe dorso-ventral.

Mais plus en arrière, au voisinage de l'extrémité postérieure du sinus veineux, il se modifie (modèle I, pl. XVIII); son bord dorsal continue son trajet parallèlement à la paroi dorsale du corps; mais son bord ventral décrit, à partir de ce moment, un trajet très

oblique, en bas et en arrière, se rapproche rapidement de la paroi ventrale du corps, et passe finalement dans la vésicule vitelline.

C'est sur ce bord ventral, oblique en bas et en arrière, que se développe la première ébauche du foie. On voit, en effet, sur le modèle I, que toute cette partie de l'organe est occupée par une dilatation du pourtour ventral du tube digestif.

Si l'on examine le modèle de face, on constate que, dans sa partie tout à fait antérieure, ce renflement est aplati de bas en haut, largement étalé au contraire dans le sens transversal et présentant là, par conséquent, deux prolongements latéraux nettement marqués.

Un peu en arrière, entre ces deux prolongements latéraux, apparaît une légère saillie médiane; et plus en arrière encore cette dernière devient de plus en plus prépondérante, tandis que les deux diverticules latéraux, au contraire, diminuent rapidement, et ne tardent pas à s'effacer complètement.

Au niveau de l'ombilic, ce renflement médian s'efface à son tour, et la paroi ventrale du tube digestif se nivelle complètement.

En résumé, l'examen du modèle nons montre que, depuis l'extrémité postérieure du sinus veineux jusqu'à l'ombilic, la partie ventrale du tube digestif forme, dans le tissu conjonctif qui l'entoure, une saillie fortement marquée. En avant, cette saillie, aplatie de bas en haut, s'étale dans le sens transversal; en arrière, elle s'accentue dans le sens dorso-ventral et apparaît comme un renflement en massue de la paroi digestive ventrale. L'ensemble de cette formation constitue toute l'ébauche hépatique à ce stade. Mais c'est sur des coupes transversales que nous trouverons l'explication de la diversité d'aspect de cette ébauche.

Comme je le disais plus haut, au niveau du cœur et de toute la partie antérieure du sinus veineux, le tube digestif est à peu près circulaire à la coupe transversale. A peine est-il un peu allongé dans le sens dorso-ventral.

Au niveau de l'extrémité postérieure du sinus veineux, là où commence à apparaître l'ébauche du foie, l'organe se dilate dans le sens dorso-ventral.

La paroi épithéliale qui limite son pourtour ventral vient se mettre en rapport direct avec le sinus veineux et arrêtée dans son expansion par ce dernier organe, elle vient s'étaler sur sa paroi dorsale, amenant ainsi la formation de deux diverticules latéraux,

droit et gauche, dans lesquels s'engage la cavité digestive. Celle-ci se comporte absolument comme la paroi épithéliale qui la circonscrit (fig. 1 et 2, pl. XIX).

Un peu en arrière de ce point, le sinus veineux, tronc impair et médian, se continue dans les deux veines omphalo-mésentériques, qui viennent se placer l'une dans la partie droite, l'autre dans la partie gauche du mésentère.

Le bord ventral du tube digestif s'engage alors entre ces deux troncs veineux, formant là un troisième diverticule, médian (fig. 2). En arrière, le tube digestif se dilate de plus en plus dans le sens dorso-ventral, se renfle à son extrémité inférieure, et ce renflement persiste ainsi jusqu'au niveau de l'ombilic, sous forme d'une large gouttière, s'ouvrant dans la cavité intestinale, gouttière à paroi épaisse, formée de deux ou trois couches cellulaires (fig. 3, pl. XIX, comparer avec modèle I).

Au fur et à mesure que cette gouttière médio-ventrale s'accentue davantage, les deux diverticules latéraux, qui occupent là la face dorsale des deux veines omphalo-mésentériques (fig. 2), se réduisent progressivement, et c'est elle qui constitue exclusivement toute la partie postérieure de l'ébauche hépatique.

Au niveau de l'ombilic, elle disparaît à son tour, et les parois du tube digestif se nivellent, avant de passer dans la vésicule vitelline (modèle I).

Nous voyons donc que les diverticules latéraux et le diverticule médian que nous avons constatés sur le modèle ne sont que des aspects différents d'une même formation, c'est-à-dire d'une dilatation en forme de gouttière de la partie ventrale du tube digestif, et que c'est à la disposition des vaisseaux et du sinus veineux que sont dues les différences existant entre la partie antérieure et la partie postérieure de l'ébauche hépatique.

En effet, au niveau du sinus veineux, la dilatation du tube digestif ne peut guère se faire dans le sens dorso-ventral; la paroi ventrale de l'organe ne peut que venir s'étaler sur la face dorsale de ce large tronc vasculaire, et s'étendre dans le sens transversal; d'où formation des deux diverticules latéraux de *Balfour* et de *Hammar*.

Lorsque le sinus veineux se continue dans ses deux troncs d'origine, le tube digestif peut alors s'étaler dans le sens dorso-ventral, d'où formation du diverticule médian et postérieur.

Il n'est donc pas exact de dire, comme *Balfour*, que le diverticule médian se produit d'abord, et qu'il fournit immédiatement après sa formation les deux diverticules latéraux, ni comme *Hammar*, que les diverticules latéraux sont primitifs, le diverticule médian étant secondaire.

Il est un point, cependant, sur lequel je dois donner quelques explications.

Le sinus veineux, ai-je dit plus haut, se subdivise en arrière en deux troncs, qui viennent se placer dans le mésentère, l'un à droite, l'autre à gauche du tube digestif, au-dessus de la gouttière hépatique.

Ces deux veines sont de calibre très différent. La veine gauche, la plus volumineuse, est une véritable veine omphalo-mésentérique, La veine droite, plus grêle, diminue encore de calibre d'avant en arrière, et finit par se perdre au voisinage du point où la veine omphalo-mésentérique droite, devenue artère, traverse le cœlome pour déboucher dans l'aorte (*Mayer*).

Je me borne à constater le fait; il ne rentre pas dans mon sujet d'entrer dans plus de détails.

Embryon II.

Il correspond assez bien au stade K de *Balfour* et au stade *b* de *Hammar*.

Si nous examinons, sur un modèle, l'ensemble de l'ébauche hépatique chez cet embryon, et si nous la comparons avec celle du stade précédent, nous constatons qu'elle est beaucoup plus volumineuse, et qu'elle a subi des modifications importantes dans sa constitution.

Ces modifications sont dues à l'intervention de deux facteurs principaux, qui sont : *a*, l'accroissement propre de l'ébauche hépatique, par multiplication des éléments cellulaires qui la constituent; *b*, un processus d'étranglement ou de resserrement, ayant pour résultat d'isoler en partie l'ébauche, de la paroi du tube digestif qui lui a donné naissance.

Nous allons commencer par ce dernier point.

L'examen du modèle II, Pl. XVIII, montre qu'au niveau de l'ébauche du foie la paroi ventrale du tube digestif ne décrit plus, ou du moins décrit à un degré beaucoup moindre, son trajet oblique d'avant en arrière, et de haut en bas. Cette obliquité est

ici fort peu accentuée, et ce n'est qu'en arrière de la gouttière hépatique que la paroi ventrale de l'intestin se porte presque verticalement en bas, pour gagner l'ombilic.

Il s'est donc produit un étranglement de la paroi ventrale du tube digestif, marchant de bas en haut et intéressant ce point de la paroi situé exactement à l'extrémité caudale de l'ébauche hépatique.

Cet étranglement a pour résultat d'amener à ce niveau une diminution notable dans l'étendue dorso-ventrale de l'intestin, et de faire faire à toute la partie postérieure de l'ébauche hépatique, c'est-à-dire au diverticule médian, une forte saillie, convexe vers le bas.

Mais ce n'est pas tout. La comparaison des modèles I et II montre encore que la continuité entre le tube digestif et l'ébauche du foie se fait sur une étendue beaucoup moins grande sur le second embryon que sur le premier.

En d'autres termes, à ce stade, les trois diverticules qui constituent la première apparition du foie ne sont plus réunis à l'intestin que par un large pédicule.

Évidemment, l'étranglement de bas en haut qui s'est produit à la limite postérieure de l'ébauche a déjà eu pour résultat de restreindre l'étendue de la communication entre le foie et l'intestin.

Mais il s'est de plus produit un étranglement dans un autre sens, et qui intervient bien plus que le premier pour amener la disposition nouvelle de la gouttière hépatique.

Cet étranglement se fait d'avant en arrière, entre le bord inférieur du tube digestif et l'extrémité antérieure de l'ébauche hépatique.

Il en résulte que toute la partie antérieure de cette dernière, c'est-à-dire les diverticules latéraux et l'extrémité antérieure du diverticule médian, sont maintenant isolés par une profonde échancrure de la paroi intestinale. En résumé, la gouttière hépatique, à ses extrémités antérieure et postérieure, s'est séparée de la paroi du tube digestif qui lui a donné naissance, par le fait de deux étranglements de cette paroi, se faisant le premier d'avant en arrière, le second de bas en haut.

Il en est résulté un resserrement du pourtour suivant lequel la gouttière hépatique se continuait avec le tube digestif.

De plus, en raison de la direction suivant laquelle ces étranglements se sont produits, l'ébauche hépatique forme maintenant, sur

la face ventrale du tube digestif, une forte saillie dirigée en avant et en bas. Cette saillie se continue avec l'intestin par un large canal, dirigé en arrière et en haut. Ce canal représente le restant, peu ou pas modifié, de la gouttière hépatique du stade précédent. Telles sont les modifications produites dans les rapports du foie avec l'intestin. Nous avons maintenanf à voir les changements survenus dans la constitution de l'ébauche hépatique, par le fait de son accroissement propre.

Maintenant encore, nous trouvons très nettement, plus nettement qu'au stade précédent, deux diverticules latéraux et un diverticule médian, les premiers occupant une situation antérieure par rapport aux seconds. Les diverticules latéraux se sont considérablement accrus, surtout dans le sens transversal, et ce n'est guère que maintenant que l'on peut réellement leur appliquer le nom de diverticules. Les légères saillies qu'ils faisaient à droite et à gauche sont devenues deux véritables ailes, très fortement saillantes.

Mais ils se sont également développés d'avant en arrière; ils ne sont plus en relation que sur une très faible étendue avec la face dorsale du sinus veineux, mais présentent, au contraire, des rapports très étendus avec les deux troncs veineux qui lui font suite.

Ils se moulent sur ces veines, les entourent presque, et commencent même à pousser des diverticules ou prolongements secondaires, qui toujours sont creux d'emblée, comme les diverticules primitifs eux-mêmes.

Ils indiquent le début de la formation de travées hépatiques, et l'apparition du foie proprement dit.

Sur la ligne médiane, les deux diverticules latéraux communiquent largement entre eux, et, au point où se fait cette continuité, la paroi ventrale de leur portion commune fait légèrement saillie entre les deux veines omphalo-mésentériques (fig. 4, pl. XIX).

Cette saillie médiane représente l'extrémité antérieure du diverticule médian, c'est-à-dire ce point où, au stade précédent, la paroi ventrale du tube digestif commençait à s'insinuer entre les deux veines omphalo-mésentériques, en formant un léger bourrelet (fig. 2, pl. XIX), qui, se renflant et se dilatant en arrière, constituait alors le véritable diverticule médian et postérieur.

Je rappelle que toute cette partie antérieure de l'ébauche hépa-

tique que je viens de décrire est complètement séparée de la paroi intestinale.

Le diverticule médian a, lui aussi, subi un accroissement notable. Situé en arrière des diverticules latéraux, il constitue, comme au stade précédent, toute la partie postérieure de l'ébauche hépatique. Il forme maintenant une saillie considérable, dirigée vers le bas. Mais il s'est, de plus, développé d'arrière en avant, et présente actuellement une extrémité antérieure, arrondie et terminée en cul-de-sac, qui s'avance sur la ligne médiane, et vient se placer sur la face ventrale de la partie antérieure de l'ébauche hépatique (modèle II). La formation de cette extrémité antérieure, libre, au diverticule médian, me paraît plutôt due à un accroissement propre d'arrière en avant qu'à un étranglement marchant d'avant en arrière et tendant à séparer ce diverticule des deux diverticules latéraux.

En résumé, nous pouvons à ce stade distinguer à l'ébauche du foie deux parties, se continuant l'une dans l'autre. L'une, antérieure, procède de la partie antérieure, étalée transversalement, de la gouttière primitive. Elle est la plus volumineuse, et commence déjà à fournir des travées hépatiques. Nous l'appellerons *portion hépatique de la gouttière*, ou plus simplement *ébauche hépatique proprement dite*.

L'autre, postérieure, procède de la partie postérieure, exclusivement médiane, de la gouttière primitive. Elle ne formait pas de travées hépatiques. Nous l'appellerons : *portion cystique de la gouttière*, ou plus simplement : *ébauche cystique*. Elle donnera naissance, en effet, à la vésicule biliaire.

L'ébauche hépatique proprement dite et l'ébauche cystique se continuent, par un large pédicule commun, dirigé en arrière et en haut, avec le tube digestif. Ce pédicule est l'ébauche du canal cholédoque.

Cet ensemble, déjà si différencié, provient de la simple gouttière à peine lobulée que nous avons décrite chez le premier embryon.

Un mot du pancréas avant d'abandonner ce stade.

Il se présente ici comme un simple diverticule très court, formé par la paroi dorsale du tube digestif, en regard de l'extrémité postérieure de l'ébauche hépatique.

Ce diverticule, dirigé d'arrière en avant, est creux, et se termine en cul-de-sac à son extrémité antérieure. Sa paroi dorsale se con-

tinue directement, en arrière, avec la paroi dorsale du tube digestif.

Il semble être simplement produit par un étranglement marchant d'avant en arrière, et séparant de la paroi du tube digestif une gouttière peu étendue, s'ouvrant à ce niveau dans la partie dorsale de la lumière intestinale.

En aucun endroit, on ne trouve de formation pouvant être interprétée comme étant un pancréas ventral.

Embryon III.

Il est à un stade un peu plus avancé que le stade L de *Balfour*.

Nous ne nous attarderons pas à le décrire en détail. Il répond très bien à l'embryon *c* de *Hammar*, et il suffit d'un simple coup d'œil jeté sur les figures pour se rendre compte des modifications produites.

L'étranglement de l'ébauche primitive s'est fortement accrue, le pédicule qui, au stade précédent, formait un canal cholédoque rudimentaire, s'est allongé et est devenu un long tube, à diamètre assez étroit, et dirigé en avant et un peu en bas. C'est le canal cholédoque (voy. modèle III, pl. XVIII).

Ce dernier, en avant, aboutit à la vésicule biliaire, fortement saillante et longeant sur la ligne médiane la face ventrale du foie. Déjà ébauchée au stade précédent, elle résulte de l'accroissement, d'arrière en avant, du diverticule médian et postérieur de la gouttière primitive.

Aux dépens de l'ébauche hépatique proprement dite s'est développé un foie volumineux, formé, comme *Balfour* l'a déjà dit depuis longtemps, de larges tubes ramifiés.

Ces tubes sont dus au bourgeonnement des diverticules latéraux primitifs, qui, eux, sont devenus deux larges canaux hépatiques, se réunissant entre eux, sur la ligne médiane, en un conduit unique, qui vient déboucher dans le canal cholédoque.

Quant au pancréas dorsal, il n'est pas encore très développé.

Il se présente encore sous forme d'un diverticule creux de la paroi dorsale du tube digestif, dirigé d'arrière en avant, parallèlement à cette dernière.

Les parois de ce diverticule pancréatique se continuent en arrière dans celles de la partie dorsale de la valvule spirale de l'intestin.

Pas plus que *Balfour* et *Laguesse*, je n'ai constaté de pancréas ventral chez les Sélaciens.

Conclusions relatives aux Sélaciens.

Le foie, la vésicule et les canaux biliaires se développent, chez la Torpille, aux dépens d'une gouttière longitudinale, formée aux dépens du bord ventral du tube digestif, et occupant, chez notre embryon I, tout le trajet de ce dernier compris entre la partie postérieure du sinus veineux et l'ombilic.

En raison de ses rapports avec les vaisseaux voisins, cette gouttière se présente sous des aspects différents dans la partie antérieure et dans la partie postérieure de son étendue.

En avant, elle s'étale sur la face dorsale du sinus veineux, et se continue ainsi dans deux diverticules latéraux.

En arrière, ces deux diverticules latéraux s'effacent, et il ne reste plus qu'un renflement à grand diamètre dorso-ventral occupant la ligne médiane. C'est le diverticule médian de Balfour et de Hammar. Cette ébauche primitive se sépare peu à peu de la paroi du tube digestif qui lui a donné naissance, par un processus d'étranglement, et n'y reste plus réunie que par un pédicule creux (stade II). *L'ébauche hépatique subit en outre un accroissement propre.*

La partie antérieure, celle qui se prolonge dans les deux diverticules latéraux, donne seule du tissu hépatique. C'est elle qui fournira tout le foie de la Torpille. Nous l'appellerons ébauche hépatique proprement dite, ou portion hépatique de la gouttière.

La partie postérieure, constituée exclusivement par le diverticule médian et postérieur, ne donne jamais de tissu hépatique, et devient la vésicule biliaire. Nous l'appellerons ébauche cystique, ou portion cystique de la gouttière.

Le pédicule réunissant l'ensemble de ces ébauches au tube digestif, devient le canal cholédoque.

Enfin, le foie, dès sa première apparition, se présente sous forme de tubes creux, ramifiés.

Le pancréas apparaît d'abord comme un simple diverticule de la paroi dorsale du tube digestif.

Il n'y a pas, chez la Torpille, de pancréas ventral.

Appliquant aux Sélaciens des idées émises par *Kupffer* (13), au sujet des Cyclostomes, *Laguesse* (18) considère les diverticules

hépatiques latéraux des Sélaciens comme homologues aux bourgeons pancréatiques ventraux des autres Vertébrés.

Nous reprendrons, dans les conclusions générales de ce travail, la discussion des idées de Kupffer et de Laguesse.

Nous n'aurons, en effet, de base suffisante que lorsque nous aurons exposé les résultats de nos recherches chez les Reptiles et les Mammifères.

Reptiles (Lacerta muralis).

Je n'ai trouvé dans la littérature que fort peu de chose quant au développement du foie et du pancréas chez les Reptiles. *Hoffmann* (7) n'en dit que quelques mots. D'après lui, le foie naîtrait de deux diverticules latéraux de la paroi ventrale du tube digestif, se produisant un peu en avant de l'ombilic. De ces diverticules naissent des cordons de cellules hépatiques dans lesquels on parvient parfois à reconnaître l'existence d'une étroite lumière.

Plus récemment, *Hammar* (15) a repris cette question et arrive à cette conclusion que le foie, chez les Reptiles, naît aux dépens d'un seul bourgeon ou diverticule de la paroi intestinale.

Il n'a d'ailleurs eu que peu de matériel à sa disposition pour poursuivre cette étude.

Nous avons moins de renseignements encore en ce qui concerne le pancréas. *Hoffmann* a reconnu l'existence d'un diverticule de la paroi dorsale du tube digestif qui donne naissance à un pancréas dorsal.

Il n'a pas vu de pancréas ventral.

Récemment, deux courtes notes ont paru sur cette question.

L'une, de *Saint-Remy* (20), se rapporte à des embryons de couleuvre beaucoup trop avancés, où il n'était plus possible de reconnaître les ébauches pancréatiques ventrales. *Saint-Remy* a bien décrit un ou plutôt deux pancréas ventraux, mais il n'a pu en voir ni l'origine ni le développement.

Il en est de même de *Janosik* (21) qui, après avoir reconnu l'ébauche du pancréas dorsal, passe immédiatement à des embryons beaucoup plus âgés, où il constate également deux pancréas ventraux, mais naissant tous deux du conduit excréteur du pancréas dorsal, fusionné déjà avec le canal cholédoque.

Ces pancréas ventraux se développent, l'un dans le sens proximial, l'autre dans le sens distal. Or, nous le verrons plus loin, les

ébauches pancréatiques ventrales apparaissent bien avant que le canal pancréatique dorsal et le canal cholédoque se soient réunis, et, de plus, ne naissent pas du premier de ces canaux, mais du second.

En somme, chez les Reptiles, nous ne connaissons que peu de chose, au sujet du développement du foie, et l'étude du développement du pancréas, surtout ventral, est presque tout entière à faire.

J'ai pu disposer d'un matériel très complet d'embryons de Lacerta muralis, provenant de la Station zoologique de Naples. Ces embryons avaient été fixés au sublimé acétique, et étaient absolument irréprochables au point de vue de la conservation.

J'ai pu, de cette façon, suivre pour ainsi dire pas à pas le développement du foie, des canaux biliaires et du pancréas.

Or, cette étude est loin d'être facile. Il faut beaucoup d'attention et d'excellentes préparations pour s'y retrouver au milieu des nombreux conduits épithéliaux que l'on a sous les yeux, lorsque l'on arrive à des stades un peu avancés, pour reconnaître ce qui est pancréas et ce qui est foie. Le pancréas ventral se développe, en effet, au voisinage des canaux biliaires, et longtemps il est représenté par un simple tube épithélial, qui ne peut se distinguer des canaux biliaires voisins que si l'on suit des coupes rigoureusement sériées.

En outre, il est indispensable de recourir à la méthode de reconstruction de *Born*, pour se représenter exactement les choses.

Embryon A (*1 mm. 9 de longueur environ*).

C'est à ce stade que commence à apparaître l'ébauche hépatique. Avant d'entrer en plein dans notre sujet, il est nécessaire de préciser certains points spéciaux pour permettre la compréhension de quelques détails qui se présentent sur les modèles, surtout dans les jeunes stades. Au stade A, que nous allons décrire, le tube digestif, dans tout son trajet en avant de l'ébauche hépatique, présente, à la coupe transversale, une forme arrondie ou légèrement ovalaire à grand axe dorso-ventral. Sa paroi est formée d'un épithélium cylindrique à cellules très allongées. De plus, il n'est pas situé tout à fait sur la ligne médiane, au devant de l'aorte, mais est un peu dévié vers la gauche.

Un autre fait qu'il importe de signaler, c'est que l'ombilic occupe

le côté gauche de l'embryon; de sorte que lorsque l'on voit la paroi du tube digestif se continuer dans la vésicule ombilicale, on dirait que c'est par sa paroi latérale gauche qu'il le fait (fig. 5).

Ce fait que l'ombilic apparaît du côté gauche, fait que l'ébauche hépatique, qui se trouve sur la face ventrale du tube digestif, semble reportée vers la droite. (Modèle A, pl. XVIII.)

Cela dit, nous pouvons aborder l'étude des ébauches du foie et du pancréas, chez cet embryon.

Je l'ai dit plus haut, au niveau du cœur et du sinus veineux, le tube digestif présente, en coupe transversale, une forme ovalaire, à grand axe dorso-ventral.

Mais immédiatement au delà de l'extrémité postérieure du sinus veineux, c'est-à-dire au moment où ce dernier se continue dans les deux veines omphalo-mésentériques, l'aspect change complètement.

Le modèle A représente le tube digestif dans tout son trajet depuis l'extrémité postérieure du sinus veineux jusqu'à l'ombilic. Dans toute cette région, la paroi ventrale de l'organe est remplacée par un amas cellulaire volumineux, aplati dans le sens dorso-ventral, largement étalé, au contraire, dans le sens transversal. (Modèle A.)

Ce renflement ventral du tube digestif occupe, dans le septum transversum, tout l'espace compris entre les deux veines omphalo-mésentériques; en bas, il est en rapport direct avec la paroi supérieure de la cavité péricardique, sur laquelle il s'étale largement. Sa situation dans le septum transversum, en effet, ne lui permet pas de s'étendre beaucoup dans le sens dorso-ventral, tandis que latéralement il s'engage dans le tissu conjonctif du septum, sous forme de deux prolongements latéraux, un droit et un gauche, le premier plus volumineux que le second. (Modèle A, et fig. 6, pl. XIX.) Cet amas cellulaire est l'ébauche hépatique primitive.

Elle est ici simplement constituée par un épaississement ou un renflement considérable de la paroi ventrale du tube digestif, dans toute la région comprise entre le sinus veineux et l'ombilic. Au voisinage de ce dernier, on voit ce renflement s'effacer assez brusquement. (Modèle A.)

Sur le modèle, c'est tout ce que l'on peut voir de l'ébauche du foie.

En outre, la paroi dorsale du tube digestif, au niveau de la partie moyenne de l'ébauche hépatique, présente également un léger renflement, dirigé en haut et un peu en avant, et dont l'extrémité antérieure est séparée de la paroi dorsale de l'intestin par une échancrure peu profonde. (Modèle A.) Cette saillie est l'ébauche du pancréas dorsal; elle est engagée dans le mésentère dorsal.

Étudions maintenant, sur des coupes transversales, la constitution des ébauches hépatique et pancréatique.

En arrière de l'extrémité postérieure du sinus veineux, la lumière du tube digestif se dilate dans le sens dorso-ventral, prend la forme d'un ovale assez allongé dans ce sens.

Au fur et à mesure que l'on examine des coupes de plus en plus postérieures, on voit la partie ventrale de l'ovale s'étaler légèrement dans le sens transversal, de telle sorte que la lumière du tube digestif prend la forme d'un triangle à base dirigée vers le bas.

En d'autres termes la partie ventrale du tube digestif se présente comme une large gouttière ouverte dans la cavité intestinale (fig. 6, pl. XIX). Cette disposition persiste sans grande modification jusqu'à l'ombilic, où la gouttière ventrale se réduit assez brusquement.

La constitution de la paroi qui limite cette gouttière est très intéressante.

Le tube digestif s'est allongé dans le sens dorso-ventral; son bord ventral s'engage, en arrière du sinus veineux, dans l'épaisseur du septum transversum, entre les deux veines omphalo-mésentériques, et là, toute la paroi ventrale de l'organe, c'est-à-dire celle qui limite la gouttière dont nous avons parlé plus haut, s'épaissit considérablement, par prolifération de ses éléments constitutifs (fig. 6). C'est cette prolifération, jointe à la dilatation de l'intestin dans le sens dorso-ventral, qui amène la formation du renflement que nous avons constaté sur le modèle.

La multiplication des éléments épithéliaux est cependant moins active en certains points qu'en d'autres, donnant ainsi un aspect mamelonné à la surface de l'ébauche hépatique (fig. 6, pl. XIX). Par places, on voit la lumière du tube digestif envoyer de fins prolongements dans la masse cellulaire compacte qui constitue la première ébauche du foie.

Enfin, les coupes transversales confirment ce fait, que nous avait déjà montré le modèle, à savoir, que le renflement hépatique vient s'étaler sur la face dorsale de la cavité péricardique, et est par con-

séquent plus développé dans le sens transversal que dans le sens dorso-ventral (fig. 6). La texture que nous venons de décrire est la même dans toute l'étendue de la gouttière hépatique.

Seulement, lorsque l'on se rapproche de l'ombilic, l'épaississement de la paroi de cette gouttière décroît progressivement et s'efface complètemeut lorsque l'intestin passe dans la vésicule ombilicale. Là, sa paroi se retrouve délimitée par un épithélium cylindrique simple (fig. 5). A ce niveau, d'ailleurs, je l'ai dit plus haut, la gouttière elle-même est déjà considérablement réduite.

Nous n'avons pas grand'chose à ajouter au sujet du pancréas dorsal. Le modèle, sous ce rapport, est plus instructif que les coupes transversales.

Bornons-nous à dire qu'il est formé par un diverticule creux de la paroi dorsale du tube digestif (fig. 6). La paroi de ce diverticule, ou si l'on veut de cette gouttière dorsale, présente la même texture que celle de l'intestin lui-même.

Il n'y a pas trace de pancréas ventral.

En résumé, l'ébauche du foie, à ce stade, est constituée par la partie ventrale du tube digestif, dilatée en forme de gouttière, s'ouvrant dans la cavité intestinale, et dont la paroi, fortement épaissie, montre une prolifération active de ses éléments cellulaires constitutifs.

Cette gouttière, longitudinale, règne dans toute la partie du tube digestif comprise entre l'extrémité postérieure du sinus veineux et l'ombilic. Elle est engagée dans l'épaisseur du septum transversum, entre les deux veines omphalo-mésentériques.

Quant à l'ébauche du pancréas dorsal, elle n'est encore qu'une gouttière de la partie dorsale du tube digestif, qu'une légère échancrure, progressant d'avant en arrière, commence à isoler de l'organe qui lui a donné naissance.

Embryon B.

Il est un peu plus avancé dans son développement que celui que nous venons de décrire.

Aux dépens de l'ébauche hépatique compacte du stade précédent, se sont développées un bon nombre de travées épithéliales, épaisses, qui se sont engagées dans le tissu du septum transversum, et ont envahi les veines omphalo-mésentériques. Le foie de

En outre, la paroi dorsale du tube digestif, au niveau de la partie moyenne de l'ébauche hépatique, présente également un léger renflement, dirigé en haut et un peu en avant, et dont l'extrémité antérieure est séparée de la paroi dorsale de l'intestin par une échancrure peu profonde. (Modèle A.) Cette saillie est l'ébauche du pancréas dorsal; elle est engagée dans le mésentère dorsal.

Étudions maintenant, sur des coupes transversales, la constitution des ébauches hépatique et pancréatique.

En arrière de l'extrémité postérieure du sinus veineux, la lumière du tube digestif se dilate dans le sens dorso-ventral, prend la forme d'un ovale assez allongé dans ce sens.

Au fur et à mesure que l'on examine des coupes de plus en plus postérieures, on voit la partie ventrale de l'ovale s'étaler légèrement dans le sens transversal, de telle sorte que la lumière du tube digestif prend la forme d'un triangle à base dirigée vers le bas.

En d'autres termes la partie ventrale du tube digestif se présente comme une large gouttière ouverte dans la cavité intestinale (fig. 6. pl. XIX). Cette disposition persiste sans grande modification jusqu'à l'ombilic, où la gouttière ventrale se réduit assez brusquement.

La constitution de la paroi qui limite cette gouttière est très intéressante.

Le tube digestif s'est allongé dans le sens dorso-ventral; son bord ventral s'engage, en arrière du sinus veineux, dans l'épaisseur du septum transversum, entre les deux veines omphalo-mésentériques, et là, toute la paroi ventrale de l'organe, c'est-à-dire celle qui limite la gouttière dont nous avons parlé plus haut, s'épaissit considérablement, par prolifération de ses éléments constitutifs (fig. 6). C'est cette prolifération, jointe à la dilatation de l'intestin dans le sens dorso-ventral, qui amène la formation du renflement que nous avons constaté sur le modèle.

La multiplication des éléments épithéliaux est cependant moins active en certains points qu'en d'autres, donnant ainsi un aspect mamelonné à la surface de l'ébauche hépatique (fig. 6, pl. XIX). Par places, on voit la lumière du tube digestif envoyer de fins prolongements dans la masse cellulaire compacte qui constitue la première ébauche du foie.

Enfin, les coupes transversales confirment ce fait, que nous avait déjà montré le modèle, à savoir, que le renflement hépatique vient s'étaler sur la face dorsale de la cavité péricardique, et est par con-

séquent plus développé dans le sens transversal que dans le sens dorso-ventral (fig. 6). La texture que nous venons de décrire est la même dans toute l'étendue de la gouttière hépatique.

Seulement, lorsque l'on se rapproche de l'ombilic, l'épaississement de la paroi de cette gouttière décroît progressivement et s'efface complètemeut lorsque l'intestin passe dans la vésicule ombilicale. Là, sa paroi se retrouve délimitée par un épithélium cylindrique simple (fig. 5). A ce niveau, d'ailleurs, je l'ai dit plus haut, la gouttière elle-même est déjà considérablement réduite.

Nous n'avons pas grand'chose à ajouter au sujet du pancréas dorsal. Le modèle, sous ce rapport, est plus instructif que les coupes transversales.

Bornons-nous à dire qu'il est formé par un diverticule creux de la paroi dorsale du tube digestif (fig. 6). La paroi de ce diverticule, ou si l'on veut de cette gouttière dorsale, présente la même texture que celle de l'intestin lui-même.

Il n'y a pas trace de pancréas ventral.

En résumé, l'ébauche du foie, à ce stade, est constituée par la partie ventrale du tube digestif, dilatée en forme de gouttière, s'ouvrant dans la cavité intestinale, et dont la paroi, fortement épaissie, montre une prolifération active de ses éléments cellulaires constitutifs.

Cette gouttière, longitudinale, règne dans toute la partie du tube digestif comprise entre l'extrémité postérieure du sinus veineux et l'ombilic. Elle est engagée dans l'épaisseur du septum transversum, entre les deux veines omphalo-mésentériques.

Quant à l'ébauche du pancréas dorsal, elle n'est encore qu'une gouttière de la partie dorsale du tube digestif, qu'une légère échancrure, progressant d'avant en arrière, commence à isoler de l'organe qui lui a donné naissance.

Embryon B.

Il est un peu plus avancé dans son développement que celui que nous venons de décrire.

Aux dépens de l'ébauche hépatique compacte du stade précédent, se sont développées un bon nombre de travées épithéliales, épaisses, qui se sont engagées dans le tissu du septum transversum, et ont envahi les veines omphalo-mésentériques. Le foie de

cet embryon est, en effet, déjà pourvu d'un assez riche réseau vasculaire (fig. 7).

Le modèle B montre encore toute la portion du tube digestif comprise entre l'extrémité postérieure du sinus veineux et l'ombilic. Le foie n'y est pas représenté tout entier. Les travées hépatiques sont déjà trop développées, et leur présence sur le modèle aurait masqué la plupart des particularités qu'il présente. Nous n'avons dessiné que la partie de ces travées en rapport avec la paroi de la gouttière hépatique.

Si l'on compare les modèles A et B, pl. XVIII, on constate tout d'abord que le renflement hépatique est beaucoup plus allongé dans le sens antéro-postérieur chez le second embryon que chez le premier; c'est-à-dire que l'ombilic ayant été reporté en arrière, la distance comprise entre lui et l'extrémité postérieure du sinus veineux s'est agrandie d'autant. La gouttière hépatique formée aux dépens de la partie ventrale de l'intestin a suivi l'accroissement du tube digestif dans le sens antéro-postérieur, et présente, par conséquent, une étendue plus grande, dans ce sens, qu'au stade précédent.

On peut cependant constater qu'elle n'est encore qu'un renflement du pourtour ventral du tube digestif et qu'aucun étranglement ne s'est encore produit, pour séparer, soit en avant, soit en arrière, l'ébauche hépatique de la paroi intestinale.

Notons encore, avant d'aller plus loin, que, comme à la phase précédente, l'ombilic se trouve situé du côté gauche, immédiatement en arrière du point où s'efface le renflement hépatique. (Modèle B.) Ce dernier, lui, semble, à cause de cette disposition, reporté vers la droite, surtout dans sa partie postérieure, où il forme, en se continuant avec le tube digestif proprement dit, un angle obtus, ouvert vers la droite.

Mais si l'on examine la constitution des parois de la gouttière hépatique, on constate maintenant ce fait intéressant qu'elle n'est pas la même dans toute son étendue.

Dans sa partie antérieure, elle se présente à peu près comme au stade précédent; on trouve là un large renflement du pourtour ventral du tube digestif, épais, étalé dans le sens transversal.

Au lieu de la surface simplement lobulée qu'il montrait au stade précédent, il présente maintenant une surface très irrégulière,

comme déchiquetée, à cause des nombreuses travées hépatiques qui en partent dans toutes les directions.

Un aspect semblable existe dans les deux tiers antérieurs de l'ébauche hépatique; un peu moins accusé peut-être dans le tiers moyen.

En somme, les deux tiers antérieurs de l'ébauche actuelle fournissent, par toute leur surface ventrale et latérale, de nombreuses travées épithéliales, ramifiées, et anastomosées entre elles.

Le tiers postérieur, c'est-à-dire la partie de l'ébauche située immédiatement en avant de l'ombilic, a un aspect tout différent. Il se présente comme une saillie arrondie, dirigée en bas et à droite, à contours réguliers et nettement délimités, ne donnant, par conséquent, naissance à aucune travée de cellules hépatiques. (Modèle B.)

Cette saillie s'efface assez brusquement au niveau de l'ombilic ; en avant, elle se continue directement dans la partie antérieure, en voie de prolifération, de l'ébauche hépatique.

L'examen du modèle nous montre donc qu'à ce stade, l'ébauche du foie est constituée par un renflement longitudinal de la paroi ventrale du tube digestif. Dans toute la partie antérieure de ce renflement, la paroi qui le délimite prolifère, fournit des travées nombreuses de tissu épithélial, qui s'engagent dans le septum transversum.

La partie postérieure de cette formation, au contraire, ne fournit pas de travées hépatiques, et se présente comme une simple expansion du pourtour ventral du tube digestif.

En résumé, en comparant l'ébauche du foie sur les modèles A et B, on constate :

1° Que la masse cellulaire qui formait l'ébauche compacte du foie au stade A s'est accrue notablement, en envoyant dans le tissu conjonctif du septum transversum de nombreux prolongements ramifiés et anastomosés ;

2° Que par le fait de l'allongement du tube digestif, et du recul de l'ombilic en arrière, le renflement hépatique s'est allongé d'autant, et présente une étendue plus grande qu'au stade précédent;

3° Que cet allongement a amené la formation d'une nouvelle partie à ce renflement, située en arrière de celle déjà existante au stade A, entre elle et l'ombilic.

Cette nouvelle portion ne fournit pas de tissu hépatique et

apparaît comme une simple saillie, arrondie, à contours réguliers.

Nous pouvons donc, dès ce stade, subdiviser l'ébauche du foie en deux parties : l'une, comprenant les deux tiers antérieurs, donne naissance à du tissu hépatique. *C'est la portion hépatique proprement dite, ou plus simplement l'ébauche hépatique proprement dite.*

L'autre, comprenant le tiers postérieur, n'est pas formative de tissu hépatique. *C'est la portion cystique de l'ébauche, ou plus simplement l'ébauche cystique.* Elle donnera naissance à la vésicule biliaire.

Le *pancréas dorsal* se présente, sur le modèle B, comme un large diverticule de la paroi dorsale du tube digestif, engagé dans le mésentère dorsal. Il est dirigé en haut et en avant, et son extrémité antérieure, arrondie et terminée en cul-de-sac, est séparée par une échancrure profonde, de la paroi intestinale. Ce diverticule est situé en regard de la partie antérieure de l'ébauche hépatique proprement dite.

Il nous reste peu de chose à dire pour achever la description de ce stade.

Sur des coupes transversales passant au niveau de la partie tout à fait antérieure de l'ébauche hépatique, on constate que la gouttière formée aux dépens de la paroi ventrale du tube digestif s'est fortement accusée.

La lumière intestinale ne présente plus, à ce niveau, la forme d'un triangle à base ventrale. D'abord, elle s'est allongée dans le sens dorso-ventral, et, de plus, sa partie ventrale s'est étalée dans le sens transversal, formant ainsi deux prolongements latéraux, un droit et un gauche, le premier étant beaucoup plus accusé que le second (fig. 7, pl. XIX).

Cela est évidemment en rapport avec ce fait que le tissu hépatique lui-même existe en plus grande abondance du côté droit que du côté gauche.

Ces deux prolongements latéraux et ventraux sont cependant très courts. Ils n'existent que sur trois coupes à 1/100 de millimètre ; ils sont très vraisemblablement dus à ce que la cavité de la gouttière hépatique s'est insinuée à ce niveau dans le tissu formé par prolifération de sa paroi. Ils deviendront dans la suite des canaux biliaires.

Immédiatement en arrière de ce point, la cavité digestive ne

présente plus qu'une simple dilatation dorso-ventrale, semblable à celle du stade précédent, mais beauconp plus accusée. A ce niveau, la partie ventrale de l'organe, c'est-à-dire la gouttière hépatique, forme avec la portion dorsale, ou digestive proprement dite, un angle obtus ouvert vers la droite. Cette orientation répond à ce fait, déjà visible sur le modèle, que tandis que le tube digestif est oblique de haut en bas et de droite à gauche, la gouttière hépatique, elle, est oblique de haut en bas et de gauche à droite (fig. 8, 9, pl. XIX).

La gouttière hépatique se présente sous cet aspect jusque près de l'ombilic. Là, elle s'efface assez brusquement, et le tube digestif, considérablement réduit dans le sens dorso-ventral, se continue bientôt dans la vésicule ombilicale.

Je ne m'étendrai pas sur la constitution de la paroi de cette gouttière, qui forme le renflement hépatique décrit sur le modèle. J'ai dit plus haut à peu près tout ce qu'il y avait à en dire.

Dans les deux tiers antérieurs, les parois ventrale et latérales de la gouttière sont en voie de prolifération, fournissent de nombreuses travées hépatiques, qui s'engagent dans toute l'étendue du septum transversum. Dans ces travées, on peut parfois reconnaître la présence d'une étroite lumière (fig. 7 et 8).

Dans le tiers postérieur, au contraire, ses parois sont régulières, et formées d'un épithélium cylindrique en tout semblable à celui qui limite le tube digestif (fig. 9).

Je ne dirai rien du pancréas dorsal; c'est un diverticule, à large lumière, de la paroi dorsale du tube digestif (fig. 7).

J'ai donné plus haut un résumé de ce que nous a appris l'étude de ce stade de développement.

Constatons cependant la plus grande analogie avec qui se passe chez la Torpille. Dans les deux groupes, la première ébauche du foie est formée par un renflement longitudinal du pourtour ventral du tube digestif. Dans les deux groupes, la partie antérieure de ce renflement s'étale dans le sens transversal et donne naissance à du tissu hépatique, tandis que la partie postérieure, accusée surtout dans le sens dorso-ventral, n'en donne pas.

Chez la Torpille, nous avons vu qu'elle devenait la vésicule biliaire ; nous verrons qu'il en est de même chez le Lézard.

Embryon C.

Nous pouvons maintenant aborder l'étude d'un troisième embryon, C, un peu plus âgé que celui que nous venons de décrire (2 mm. 6 environ). Il est très intéressant en ce qu'il montre la formation, aux dépens de la gouttière hépatique primitive, de deux véritables bourgeons formateurs de tissu hépatique.

Nous allons, comme précédemment, commencer par la description d'un modèle de la portion du tube digestif qui nous intéresse, c'est-à-dire la portion comprise entre l'extrémité postérieure du sinus veineux et l'ombilic (voy. modèle C, pl. XVIII.). Nous n'y avons encore représenté que les parties du foie en relation directe avec les portions du tube digestif qui leur donnent naissance.

L'on constate, par la comparaison des modèles B et C, que la continuité de la gouttière hépatique avec la paroi du tube digestif est beaucoup moins étendue dans le sens antéro-postérieur qu'au stade précédent.

L'extrémité antérieure du renflement primitif, c'est-à-dire la partie antérieure de l'*ébauche hépatique proprement dite*, s'est isolée dans une certaine étendue de la paroi ventrale du tube digestif.

La cause de cet isolement réside, pour la plus grande part, dans un étranglement, marchant d'avant en arrière, se produisant à l'extrémité antérieure de l'ébauche hépatique, s'insinuant entre cette dernière et le tube digestif, et les séparant l'un de l'autre.

Cet étranglement est identique à celui que nous avons vu se produire au même endroit, et dans le même sens, chez la Torpille.

Elle amène ici aussi ce résultat que toute la partie antérieure de l'ébauche hépatique proprement dite, se trouve séparée par une profonde échancrure de la paroi ventrale du tube digestif, qui lui a donné naissance, et qu'elle se présente maintenant sous forme d'un large diverticule creux, dirigé d'arrière en avant, longeant la face ventrale du tube digestif (voy. modèle *C*). L'extrémité antérieure, de même que les parois latérales et ventrale de ce diverticule, se continuent avec les travées épithéliales qui constituent le tissu propre du foie. (Voy. modèle C, et fig. 10, pl. XIX.)

Par places, on voit la lumière de ce diverticule envoyer dans les travées hépatiques, d'étroits prolongements.

En arrière de la zone où s'est produit l'étranglement, ce diverticule antérieur se continue dans le reste de l'ébauche hépatique, qui présente avec le tube digestif les mêmes rapports qu'au stade précédent. (Voy. modèle C, et fig. 11, pl. XIX.)

Il n'est pas douteux que dans la production de ce diverticule ou bourgeon antérieur, intervienne également un accroissement propre de l'extrémité antérieure de l'ébauche hépatique ; ce facteur n'est, en tout cas, que secondaire.

Mais là ne s'arrêtent pas les changements produits.

La partie postérieure de la gouttière, celle que nous avons appelée *ébauche cystique*, a subi un accroissement notable.

Elle forme maintenant une forte saillie, arrondie, et nettement dirigée vers la droite (fig. 13, pl. XIX et modèle). En haut, elle se continue, presque à angle droit, avec les parois latérales du tube digestif.

Ce dernier a, en effet, une direction oblique en bas et à gauche beaucoup plus accusée qu'au stade précédent. L'angle obtus de ce dernier stade, formé par l'union de l'intestin avec le renflement hépatique, est donc devenu presque droit. Cette particularité n'est cependant bien marquée qu'au niveau de l'ébauche cystique proprement dite.

Au niveau de l'ombilic, la saillie arrondie qui forme cette dernière ébauche s'efface brusquement, et un peu en arrière le tube digestif passe dans la vésicule ombilicale.

En avant, au contraire, l'ébauche cystique se continue dans la partie postérieure de l'ébauche hépatique proprement dite. (Voy. modèle C.)

Nous pouvons donc, maintenant, distinguer à l'ébauche du foie trois parties, se continuant directement l'une dans l'autre.

La première, antérieure, est séparée, par une échancrure, de la paroi du tube digestif ; c'est le diverticule ou bourgeon antérieur, décrit plus haut.

La seconde, postérieure, est l'ébauche cystique ; toutes proportions gardées, elle se comporte exactement comme au stade précédent.

Enfin, la troisième partie, intermédiaire, réunit entre elles les parties antérieure et postérieure.

L'ébauche cystique et la portion intermédiaire présentent encore avec le tube digestif les mêmes relations qu'à la phase précédente.

Elles sont le restant, peu modifié, de la gouttière hépatique primitive.

Le bourgeon antérieur et la portion intermédiaire représentent ensemble la partie de la gouttière primitive que nous avons appelée ébauche hépatique proprement dite.

Or, si l'on examine sur le modèle la partie que nous venons d'appeler intermédiaire, on constate qu'elle ne donne pas, dans toute son étendue, naissance à du tissu hépatique.

Il existe, au niveau de sa partie moyenne, une zone, très limitée, il est vrai, où la paroi de la gouttière est lisse et régulière.

En d'autres termes, *il se trouve là une zone libre*, non en voie de prolifération, sans rapport direct avec les travées hépatiques, et subdivisant la portion intermédiaire de l'ébauche en deux parties: l'une antérieure, l'autre postérieure, qui sont, elles, formatives, et fournissent de nombreux cordons de cellules épithéliales.

La partie antérieure se continue en avant, sans ligne de démarcation avec le bourgeon ou diverticule antérieur.

La partie postérieure se continue directement en arrière avec l'ébauche cystique. (Voy. modèle C.)

Comment s'est formée cette zone libre dans l'ébauche hépatique ?

Il est assez difficile de le dire. L'explication la plus rationnelle consiste à admettre qu'il se produit à ce niveau un arrêt dans la prolifération de la paroi de la gouttière.

On ne peut pas dire, en effet, à ce stade du moins, qu'il se produit là un étranglement de la paroi de la gouttière, car nous verrons sur les coupes transversales, que la lumière du tube digestif est tout aussi étendue dans le sens dorso-ventral au niveau de cette zone libre que dans le restant de la portion intermédiaire de l'ébauche hépatique, et que cette étendue est au moins le double de ce qu'elle est en avant, là où le diverticule antérieur s'est séparé de la paroi intestinale. (Comparer fig. 10 et 12, pl. XIX.)

En réalité, au niveau de la zone libre, la gouttière persiste, mais sa paroi a perdu toute relation avec le tissu propre du foie.

L'étude des coupes transversales complète d'une façon très démonstrative, la description que nous venons de donner.

La figure 10 représente une coupe passant au niveau du bourgeon antérieur de l'ébauche hépatique.

Le tube digestif y présente une forme légèrement ovalaire, à

grand axe dirigé en bas et à gauche. Il est contenu dans l'épaisseur du mésentère, qui présente la même direction que lui.

Sur sa face ventrale, mais nettement séparé de lui par du tissu conjonctif, se trouve le bourgeon hépatique antérieur, présentant une large lumière, et dont les parois latérales et ventrale se continuent directement avec les travées épithéliales qui constituent le foie à ce stade.

Un peu en avant de ce point, ce bourgeon se perd totalement dans le tissu hépatique. Sa lumière disparaît, et il devient impossible de le reconnaître.

Un peu en arrière, au contraire, la paroi ventrale du tube digestif et la paroi dorsale du bourgeon se fusionnent, puis, deux coupes plus loin, les lumières de ces deux organes se confondent en une seule, très allongée dans le sens dorso-ventral, en même temps que leurs parois latérales s'unissent (fig. 11, pl. XIX).

Nous avons donc à ce niveau, toutes proportions gardées, la même disposition qu'au même endroit du stade précédent; c'est-à-dire que nous y trouvons une dilatation en forme de gouttière de la partie ventrale du tube digestif, gouttière dont la paroi se continue directement avec les travées de tissu hépatique.

Nous sommes là au niveau de la partie antérieure de la zone intermédiaire.

Un peu en arrière (fig. 12), cette continuité avec les travées cesse, sur l'étendue de 4 ou 5 coupes à 1/100 de millimètre. La dilatation du tube digestif persiste, mais sa paroi est ici formée d'un simple épithélium cylindrique, nettement séparé, par une mince couche de tissu conjonctif, du tissu propre du foie.

Ce point correspond à ce que nous avons appelé la zone libre.

Quelques coupes plus en arrière, la disposition représentée figure 11 reparaît; la continuité du foie avec la paroi de la gouttière se reproduit. C'est là la partie postérieure de la zone intermédiaire.

Enfin la figure 13, pl. XIX, représente une coupe passant au niveau de l'ébauche cystique. De nouveau tout rapport avec le tissu hépatique a cessé, et cette ébauche se montre délimitée par un épithélium cylindrique simple, semblable à celui qui limite la partie dorsale du tube digestif.

Nous ne nous arrêterons pas longuement au sujet du pancréas dorsal. Il a subi fort peu de changements depuis le stade précédent.

Le diverticule qui le constituait s'est accru, s'est renflé à son extrémité, et il se présente actuellement comme une sorte de tubercule arrondi, creux, et qui se continue par un large pédicule, creux également, avec la paroi dorsale du tube digestif.

Remarquons seulement qu'il n'est pas situé exactement en regard du bord dorsal du tube digestif, mais qu'il est un peu dévié vers la droite. (Voy. modèle *C*, et fig. 12.)

Résumons en quelques mots ce stade intéressant.

Le renflement hépatique commence à se délimiter, à s'isoler par places, du tube digestif.

L'ébauche cystique est fortement accusée et nettement reconnaissable. Elle n'est toujours que la partie tout à fait postérieure du renflement ou de la gouttière primitive.

L'ébauche hépatique proprement dite a subi une double modification. A son extrémité antérieure, elle commence à se séparer de la paroi ventrale du tube digestif, et forme là un véritable bourgeon antérieur. A sa partie moyenne, et dans une zone limitée, elle cesse de fournir du tissu hépatique. Cette zone libre subdivise l'ébauche hépatique proprement dite en deux parties, et amène ainsi l'apparition de deux foyers distincts de formation du tissu hépatique : l'un antérieur, l'autre postérieur, sur le prolongement duquel se trouve l'ébauche cystique.

Si l'on prenait comme point de départ, un stade analogue à celui que nous venons de décrire, on dirait que le foie naît par deux bourgeons de la paroi ventrale du tube digestif : l'un antérieur et l'autre postérieur, et que c'est ce dernier qui fournit la vésicule biliaire.

Un tel mode de développement est celui qui est admis chez les Oiseaux par *Félix* (11) et par *Hammar* (15), et chez les Mammifères, par *Félix*.

Nous savons ce qu'il faut en penser en ce qui concerne les Reptiles, nous verrons plus loin ce qui en est exactement en ce qui concerne les Mammifères.

Quoi qu'il en soit, et pour plus de facilité, nous adopterons, à partir de ce stade, les noms de bourgeon antérieur et de bourgeon postérieur, pour désigner ces parties.

***Embryon D** (3 mm. 2 environ).*

Cet embryon est déjà à un stade assez avancé du développement.

Le foie est déjà un organe volumineux; les travées hépatiques sont déjà en partie creusées d'une lumière, et, aux dépens des bourgeons hépatiques, commencent à se former les conduits excréteurs du foie.

Etudions d'abord sur le modèle les modifications produites.

Comme pour les précédents, nous n'avons pas représenté le foie tout entier, et le modèle ne montre que les parties de cet organe en rapport direct avec les bourgeons hépatiques.

Le fait qui frappe tout d'abord, c'est que l'échancrure séparant le bourgeon antérieur de la paroi ventrale du tube digestif s'est considérablement accusé, et il en est résulté que ce bourgeon antérieur n'est plus relié à la paroi intestinale que par un large pédicule. (Modèle D, pl. XVIII.)

L'étranglement antéro-postérieur déjà existant au stade précédent, n'a fait que s'accroître, mais un autre facteur est intervenu, pour augmenter encore l'isolement de la partie antérieure de l'ébauche hépatique, pour faire de cette partie un véritable bourgeon isolé.

Ce facteur consiste dans un allongement de la partie du tube digestif située en avant des bourgeons hépatiques.

Or, la situation de ces derniers étant fixe, à cause de leur continuité avec le foie, qui les maintient dans leur position, le tube digestif, pour s'allonger, doit nécessairement se courber. On voit, en effet, sur le modèle D, qu'il décrit ici une légère courbe à convexité dirigée en arrière et en haut.

Cette courbure a pour effet d'éloigner le tube digestif du bourgeon hépatique antérieur, et s'ajoute au processus d'étranglement déjà signalé.

Des modifications importantes se sont aussi produites au niveau du bourgeon postérieur et de l'ébauche cystique, que nous pourrons dès maintenant appeler la vésicule biliaire.

Ces modifications sont surtout amenées par une extension de la zone libre, qui, encore peu accusée au stade précédent, l'est beaucoup plus actuellement. En effet, partant de cette zone libre, s'est produit un étranglement, marchant d'avant en arrière, isolant le bourgeon postérieur de la paroi de la gouttière hépatique, et ne s'arrêtant qu'au niveau de l'ébauche cystique, qui reste, elle, en communication directe avec la cavité intestinale.

La zone libre s'est donc étendue d'avant en arrière, et c'est elle qui constitue maintenant la paroi de la gouttière hépatique, dans

toute la portion de cette dernière comprise entre l'extrémité postérieure du bourgeon antérieur et l'ébauche cystique. (Modèle D.)

Les conséquences de ce processus sont importantes. Au stade précédent, le bourgeon postérieur, formé par la partie postérieure de l'ébauche hépatique proprement dite, en arrière de la zone libre, se continuait, en haut, avec le tube digestif, et, en arrière, avec l'ébauche cystique. Actuellement, ce bourgeon a perdu tout rapport direct avec le tube digestif, et ne communique plus qu'avec la vésicule biliaire, qu'il semble simplement prolonger en avant.

Il se présente donc comme un large tube se continuant en avant et par toute sa périphérie avec les travées de tissu hépatique et se continuant en arrière dans la vésicule biliaire.

L'ébauche cystique mérite, en effet, déjà le nom de vésicule biliaire. Fortement saillante, elle se renfle vers le bas, manifeste, par conséquent, une tendance à se pédiculiser.

En résumé, aux dépens de l'ébauche hépatique proprement dite, des stades antérieurs, se sont développés deux bourgeons creux, dirigés d'arrière en avant, et se continuant par toute leur surface avec le tissu propre du foie.

De ces deux bourgeons, l'un, antérieur, vient, en se continuant avec ce qui reste de la gouttière hépatique primitive, *déboucher* dans le tube digestif. Il est creusé d'une large lumière communiquant avec les fins canalicules qui parcourent les travées hépatiques.

Il se comporte déjà comme un véritable conduit excréteur du foie.

On pourrait l'appeler *canal hépato-entérique*.

Le second bourgeon, postérieur, creux également, et en relation par toute sa surface avec le tissu hépatique, vient, en arrière, s'ouvrir largement dans la vésicule biliaire.

Lui aussi se comporte déjà comme un véritable conduit excréteur. Nous pourrons l'appeler *canal hépato-cystique*.

Enfin, l'ébauche cystique, fortement accusée, renflée vers le bas, se continue maintenant, en avant, dans le bourgeon postérieur et, en haut, par une portion rétrécie, avec le tube digestif.

Un mot au sujet de la déviation vers la droite de l'ébauche cystique, si apparente dans les stades antérieurs. On peut remarquer qu'elle est beaucoup moins accusée actuellement, et que les canaux et la vésicule biliaires sont situés exactement sur le prolongement des parois latérales du tube digestif. (Voy. modèle C.)

La cause de cet allongement réside dans ce fait que le tube digestif, outre son allongement signalé plus haut, a subi de plus un léger mouvement de rotation, de telle sorte qu'il a modifié sa direction primitive, et que, au niveau des conduits hépatiques du moins, il est dirigé de haut en bas et un peu de gauche à droite. Son bord dorsal a donc été reporté vers la gauche.

En réalité, ce mouvement de rotation est beaucoup plus compliqué que je ne le dis ici, mais il ne rentre pas dans le cadre de ce travail d'entrer dans des détails sur ce sujet, quelque intéressant qu'il soit.

Le *pancréas dorsal*, le seul qui existe encore à ce stade, ne nous présente rien de particulièrement intéressant.

Il est plus volumineux, et ne communique plus avec la paroi dorsale du tube digestif que par un conduit assez court et étroit.

Bien que son volume se soit accru, le cul-de-sac du tube digestif qui lui a donné naissance n'a pas encore poussé de diverticule secondaire, de façon à former une véritable glande.

Il n'est encore constitué que par une sorte de renflement du conduit par lequel il communique avec le tube digestif. (Voy. modèle D.) La paroi de ce renflement est cependant en certains points en voie de prolifération, peu active d'ailleurs.

Certains des faits que nous venons d'exposer se constatent mieux sur des coupes transversales que sur le modèle.

La figure 14, pl. XIX, représente une coupe passant au niveau du bourgeon antérieur. Ce dernier, assez éloigné du tube digestif, présente une large lumière.

Sa paroi est formée d'un épithélium cylindrique qui, par places, se continue avec les travées hépatiques.

Il a déjà l'aspect d'un véritable conduit excréteur.

En effet, on ne peut plus guère dire à ce stade que les bourgeons, tant antérieur que postérieur, soient des lieux de formation pour le tissu du foie.

Actuellement cet organe est déjà bien développé et son accroissement résulte de la multiplication des éléments préexistants.

Nous verrons en effet bientôt que les travées pleines ou à peine creusées d'une étroite lumière, qui se continuent à ce stade avec les bourgeons hépatiques, se creuseront d'une lumière plus large et deviendront de véritables conduits excréteurs, débouchant dans le conduit primitif qui leur a donné naissance.

toute la portion de cette dernière comprise entre l'extrémité postérieure du bourgeon antérieur et l'ébauche cystique. (Modèle D.)

Les conséquences de ce processus sont importantes. Au stade précédent, le bourgeon postérieur, formé par la partie postérieure de l'ébauche hépatique proprement dite, en arrière de la zone libre, se continuait, en haut, avec le tube digestif, et, en arrière, avec l'ébauche cystique. Actuellement, ce bourgeon a perdu tout rapport direct avec le tube digestif, et ne communique plus qu'avec la vésicule biliaire, qu'il semble simplement prolonger en avant.

Il se présente donc comme un large tube se continuant en avant et par toute sa périphérie avec les travées de tissu hépatique et se continuant en arrière dans la vésicule biliaire.

L'ébauche cystique mérite, en effet, déjà le nom de vésicule biliaire. Fortement saillante, elle se renfle vers le bas, manifeste, par conséquent, une tendance à se pédiculiser.

En résumé, aux dépens de l'ébauche hépatique proprement dite, des stades antérieurs, se sont développés deux bourgeons creux, dirigés d'arrière en avant, et se continuant par toute leur surface avec le tissu propre du foie.

De ces deux bourgeons, l'un, antérieur, vient, en se continuant avec ce qui reste de la gouttière hépatique primitive, déboucher dans le tube digestif. Il est creusé d'une large lumière communiquant avec les fins canalicules qui parcourent les travées hépatiques.

Il se comporte déjà comme un véritable conduit excréteur du foie.

On pourrait l'appeler *canal hépato-entérique*.

Le second bourgeon, postérieur, creux également, et en relation par toute sa surface avec le tissu hépatique, vient, en arrière, s'ouvrir largement dans la vésicule biliaire.

Lui aussi se comporte déjà comme un véritable conduit excréteur. Nous pourrons l'appeler *canal hépato-cystique*.

Enfin, l'ébauche cystique, fortement accusée, renflée vers le bas, se continue maintenant, en avant, dans le bourgeon postérieur et, en haut, par une portion rétrécie, avec le tube digestif.

Un mot au sujet de la déviation vers la droite de l'ébauche cystique, si apparente dans les stades antérieurs. On peut remarquer qu'elle est beaucoup moins accusée actuellement, et que les canaux et la vésicule biliaires sont situés exactement sur le prolongement des parois latérales du tube digestif. (Voy. modèle C.)

La cause de cet allongement réside dans ce fait que le tube digestif, outre son allongement signalé plus haut, a subi de plus un léger mouvement de rotation, de telle sorte qu'il a modifié sa direction primitive, et que, au niveau des conduits hépatiques du moins, il est dirigé de haut en bas et un peu de gauche à droite. Son bord dorsal a donc été reporté vers la gauche.

En réalité, ce mouvement de rotation est beaucoup plus compliqué que je ne le dis ici, mais il ne rentre pas dans le cadre de ce travail d'entrer dans des détails sur ce sujet, quelque intéressant qu'il soit.

Le *pancréas dorsal*, le seul qui existe encore à ce stade, ne nous présente rien de particulièrement intéressant.

Il est plus volumineux, et ne communique plus avec la paroi dorsale du tube digestif que par un conduit assez court et étroit.

Bien que son volume se soit accru, le cul-de-sac du tube digestif qui lui a donné naissance n'a pas encore poussé de diverticule secondaire, de façon à former une véritable glande.

Il n'est encore constitué que par une sorte de renflement du conduit par lequel il communique avec le tube digestif. (Voy. modèle D.) La paroi de ce renflement est cependant en certains points en voie de prolifération, peu active d'ailleurs.

Certains des faits que nous venons d'exposer se constatent mieux sur des coupes transversales que sur le modèle.

La figure 14, pl. XIX, représente une coupe passant au niveau du bourgeon antérieur. Ce dernier, assez éloigné du tube digestif, présente une large lumière.

Sa paroi est formée d'un épithélium cylindrique qui, par places, se continue avec les travées hépatiques.

Il a déjà l'aspect d'un véritable conduit excréteur.

En effet, on ne peut plus guère dire à ce stade que les bourgeons, tant antérieur que postérieur, soient des lieux de formation pour le tissu du foie.

Actuellement cet organe est déjà bien développé et son accroissement résulte de la multiplication des éléments préexistants.

Nous verrons en effet bientôt que les travées pleines ou à peine creusées d'une étroite lumière, qui se continuent à ce stade avec les bourgeons hépatiques, se creuseront d'une lumière plus large et deviendront de véritables conduits excréteurs, débouchant dans le conduit primitif qui leur a donné naissance.

Au voisinage du bourgeon antérieur, il s'incurve légèrement, se dirigeant obliquement en bas et en arrière, puis, après un court trajet dans ce sens, il reprend une direction nettement antéro-postérieure. Il présente donc, dans ce trajet, deux courbures encore peu accusées, l'une à convexité dorsale et postérieure, l'autre à convexité ventrale et antérieure. C'est sur cette dernière que viennent déboucher les conduits excréteurs du foie.

Ces inflexions du tube digestif indiquent l'apparition des différentes portions du duodénum.

Ce point étant précisé, nous pouvons aborder l'étude des canaux biliaires.

Lorsque l'on compare le modèle de ce stade (E) avec celui du stade précédent (D), on remarque immédiatement que les deux bourgeons hépatiques sont mieux délimités, plus distincts, plus indépendants à ce stade.

L'accentuation des échancrures que nous avons vues se produire, en divers points, dans les phases antérieures, a produit cette délimitation plus nette des bourgeons hépatiques, ou plutôt des conduits qui les remplacent, et de la vésicule biliaire.

Le bourgeon antérieur est devenu un canal hépato-entérique bien délimité. venant largement s'ouvrir dans le tube *digestif, et* présentant, d'autre part, avec le foie, des rapports particuliers sur lesquels nous reviendrons dans un instant.

Le bourgeon postérieur, lui aussi, est devenu un véritable conduit hépato-cystique, à contours nets, dirigé d'arrière en avant. En arrière il s'ouvre dans la vésicule biliaire.

Celle-ci s'est relativement peu modifiée. Au stade précédent, elle n'était encore qu'un simple renflement du pourtour ventral du tube digestif. Actuellement, un étranglement circulaire commence à se manifester au point où se fait la continuité entre les deux organes. (Modèle E.) C'est le commencement d'un processus qui s'accentuera de plus en plus dans la suite, et amènera en fin de compte ce résultat que la vésicule ne sera plus réunie à l'intestin que par un simple canal, le *canal cystique*.

L'examen du modèle E. nous montre de plus que l'apparition des courbures du tube digestif, dont nous avons parlé plus haut, a amené un changement dans la situation de ces conduits et de la vésicule biliaire, par rapport au tube digestif.

Ce dernier, dans les stades antérieurs, était horizontal dans toute

Ce changement de position est dû à la courbe que décrit le tube digestif à ce niveau, et que nous avons décrite plus haut.

Cette courbure a amené une sorte de mouvement de bascule qui a eu pour effet de reporter en arrière le pancréas dorsal inséré sur la convexité postérieure de cette courbure; les bourgeons hépatiques venant, par le fait même, se placer dans la concavité antérieure et ventrale de la courbure, se trouvent tout naturellement un peu antérieurement situés, par rapport au pancréas dorsal. En réalité, ils n'ont pas changé de place, c'est le tube digestif qui s'est dévié.

Telle est la disposition du pancréas et des bourgeons hépatiques à ce stade. Nous en avons donné plus haut un résumé suffisant pour ne pas avoir à y revenir ici, et nous pourrons aborder immédiatement l'étude d'un stade plus avancé.

Embryon E (*3 mm 9. environ*).

Ce qui fait surtout l'intérêt des stades que nous allons étudier, c'est le développement des pancréas ventraux, leur évolution, leurs rapports avec les conduits excréteurs du foie d'une part, avec le pancréas dorsal d'autre part.

L'intérêt est d'autant plus grand que l'étude du développement des pancréas ventraux chez les Reptiles n'a pas encore été faite.

Les travaux de *Saint-Remy* (**20**) et de *Janosik* (**21**) sont tout à fait insuffisants et, de plus, ne concordent pas entre eux; et, disons-le dès maintenant, ne concordent pas non plus avec la réalité des faits. Nous y reviendrons bientôt.

Au stade que nous allons décrire, l'embryon ne mesure guère que quelques dixièmes de millimètre de plus qu'au stade précédent.

Cependant, déjà, les saillies des membres antérieurs et postérieurs commencent à apparaître.

Le foie est déjà assez volumineux et, en raison de ce volume, il serait inexact de parler encore de bourgeons hépatiques du tube digestif. Nous avons déjà fait remarquer plus haut que ces bourgeons étaient déjà de véritables canaux excréteurs. Dès maintenant, c'est comme tels que nous devons les désigner.

Un point qu'il importe de signaler tout d'abord, c'est que la courbure du tube digestif, déjà existante au stade précédent, s'est accusée davantage. (Modèle E, pl. XVIII.)

En avant des conduits hépatiques, il est assez rapproché de la paroi dorsale du corps et contenu dans le mésentère.

Au voisinage du bourgeon antérieur, il s'incurve légèrement, se dirigeant obliquement en bas et en arrière, puis, après un court trajet dans ce sens, il reprend une direction nettement antéro-postérieure. Il présente donc, dans ce trajet, deux courbures encore peu accusées, l'une à convexité dorsale et postérieure, l'autre à convexité ventrale et antérieure. C'est sur cette dernière que viennent déboucher les conduits excréteurs du foie.

Ces inflexions du tube digestif indiquent l'apparition des différentes portions du duodénum.

Ce point étant précisé, nous pouvons aborder l'étude des canaux biliaires.

Lorsque l'on compare le modèle de ce stade (E) avec celui du stade précédent (D), on remarque immédiatement que les deux bourgeons hépatiques sont mieux délimités, plus distincts, plus indépendants à ce stade.

L'accentuation des échancrures que nous avons vues se produire, en divers points, dans les phases antérieures, a produit cette délimitation plus nette des bourgeons hépatiques, ou plutôt des conduits qui les remplacent, et de la vésicule biliaire.

Le bourgeon antérieur est devenu un canal hépato-entérique bien délimité, venant largement s'ouvrir dans le tube *digestif*, et présentant, d'autre part, avec le foie, des rapports particuliers sur lesquels nous reviendrons dans un instant.

Le bourgeon postérieur, lui aussi, est devenu un véritable conduit hépato-cystique, à contours nets, dirigé d'arrière en avant. En arrière il s'ouvre dans la vésicule biliaire.

Celle-ci s'est relativement peu modifiée. Au stade précédent, elle n'était encore qu'un simple renflement du pourtour ventral du tube digestif. Actuellement, un étranglement circulaire commence à se manifester au point où se fait la continuité entre les deux organes. (Modèle E.) C'est le commencement d'un processus qui s'accentuera de plus en plus dans la suite, et amènera en fin de compte ce résultat que la vésicule ne sera plus réunie à l'intestin que par un simple canal, le *canal cystique.*

L'examen du modèle E. nous montre de plus que l'apparition des courbures du tube digestif, dont nous avons parlé plus haut, a amené un changement dans la situation de ces conduits et de la vésicule biliaire, par rapport au tube digestif.

Ce dernier, dans les stades antérieurs, était horizontal dans toute

son étendue; les bourgeons étaient donc bien exactement l'un antérieur, l'autre postérieur; actuellement, le tube digestif, au niveau des conduits biliaires, est oblique en bas et en arrière, tend donc à devenir vertical dans cette partie de son trajet. Il en résulte que le bourgeon antérieur, ou le canal hépato-entérique, tend à devenir dorsal par rapport à la vésicule biliaire et au canal hépato-cystique, qui se trouvent situés un peu en dessous de lui. (Modèle E.)

De plus, les bourgeons se dirigeant tous deux d'arrière en avant, cheminent parallèlement l'un à l'autre, avant de se perdre dans le tissu propre du foie. Le bourgeon ou canal hépato-cystique est d'autant plus situé en dessous du canal hépato-entérique, que le canal cystique est plus développé, c'est-à-dire que la vésicule biliaire, dans l'extrémité antérieure de laquelle il débouche, s'est plus éloignée du tube digestif.

Je signale dès maintenant ces particularités, parce qu'elles se constatent déjà sur le modèle, et parce qu'elles s'accentueront beaucoup dans la suite.

En résumé, les modifications produites sont : la délimitation plus nette des bourgeons hépato-entérique et hépato-cystique, et l'apparition d'un rudiment de canal cystique.

Quant à la zone libre, comprise entre la partie antérieure et la partie postérieure de ce que l'on peut déjà appeler l'appareil excréteur du foie, elle est ce qu'elle était à la phase précédente.

C'est-à-dire qu'elle forme encore là, entre ces deux parties, la paroi de ce qui reste encore de la gouttière hépatique primitive.

Les modifications que cette dernière a subies par le fait des étranglements que nous avons signalés font qu'elle n'existe plus comme gouttière proprement dite, que sur une courte étendue.

Toute sa partie antérieure, en effet, s'est isolée du tube digestif, et est devenue le canal hépato-entérique. Toute sa partie postérieure ou cystique s'est déjà modifiée de telle sorte qu'elle est devenue une véritable vésicule, ne communiquant plus que par une portion rétrécie avec le tube digestif.

Enfin, toute sa partie moyenne, nous avons montré par quel processus, n'est plus constituée que par la zone libre qui établit la continuité entre la partie antérieure et la partie postérieure.

Enfin, il résulte de tout ce développement que le pourtour suivant lequel la gouttière longitudinale des stades antérieurs com-

muniquait avec le tube digestif, s'est resserré, et que les différents organes formés aux dépens de cette gouttière ne communiquent plus avec la cavité intestinale, que par un court, mais large pédicule creux.

Ce dernier, qui est en somme un canal cholédoque rudimentaire, représente ce qui reste à ce stade de la gouttière primitive. Nous l'appelons *gouttière cholédoque*. (Voy. modèle E.)

Pour se rendre un compte exact de ce que sont devenus les bourgeons hépatiques du stade précédent, et de la façon dont ils se sont transformés en véritables canaux biliaires, il faut recourir à l'étude des coupes transversales.

Si l'on suit d'arrière en avant le conduit hépato-entérique, à partir du point où il débouche dans le tube digestif (fig. 18, pl. XIX), on constate qu'immédiatement en avant de ce point, il se sépare de l'intestin, se dirige en avant, et se présente alors comme un conduit de forme circulaire, à lumière assez large, délimité par un épithélium cylindrique simple.

Il est nettement séparé du tissu hépatique qui l'entoure par une mince couche de tissu conjonctif (fig. 17, pl. XIX).

Après un court trajet en avant, ce canal se bifurque et donne naissance à deux canaux plus grêles, à lumière plus étroite, également bien délimités, et qui, bientôt, se ramifient, se continuent avec les travées du tissu hépatique, et se perdent dans le foie.

Aux dépens du bourgeon antérieur du stade précédent, s'est donc formé un véritable conduit excréteur, bifurqué à son extrémité antérieure, et se continuant, par l'intermédiaire de ses deux branches de bifurcation, avec le tissu propre du foie.

C'est un véritable *canal* hépato-entérique.

Ce canal bien caractérisé provient d'un allongement du bourgeon du stade précédent. C'est par un processus semblable que nous verrons la vésicule biliaire s'isoler peu à peu du tube digestif, et se développer un long canal cystique.

Le bourgeon postérieur a subi des modifications semblables à celles du bourgeon antérieur.

Rappelons qu'au stade précédent déjà, ce bourgeon était complètement séparé du tube digestif et ne communiquait plus qu'avec la vésicule biliaire.

Actuellement, de l'extrémité antérieure de cette dernière part un large canal, à parois épithéliales, nettement séparé du tissu

hépatique qui l'entoure; ce canal, en tout semblable au canal hépato-entérique, se dirige, comme lui, d'arrière en avant, puis, après un court trajet, se bifurque, et se continue dans deux canaux plus étroits, qui, poursuivant leur trajet en avant, viennent se continuer avec les travées de cellules hépatiques (fig. 19, 18, 17, pl. XIX).

La distribution de ce conduit est donc la même que celle du canal hépato-entérique; seulement au lieu de déboucher dans le tube digestif, il le fait dans la vésicule biliaire.

Son mode de formation est évidemment le même que celui qui a donné naissance au canal hépato-entérique.

A partir de ce stade, les différentes voies d'excrétion du foie sont donc ébauchées. Mais chez cet embryon se présente la première apparition des pancréas ventraux.

Outre les canaux et la vésicule biliaire, on constate actuellement la présence de deux courts diverticules, dirigés l'un à droite, l'autre à gauche, naissant de la partie moyenne des faces latérales de cette gouttière cholédoque dont nous avons parlé plus haut, et qui, nous l'avons dit, représente le restant de la gouttière hépatique primitive.

Ils font de chaque côté une saillie assez accusée entre le point d'embouchure du canal hépato-entérique et celui de la vésicule biliaire.

Ils sont cependant un peu plus rapprochés de cette dernière, car on peut avoir sur une même coupe transversale ces deux diverticules et la vésicule biliaire, au point où elle vient s'unir au tube digestif (fig. 19). Ils occupent une situation absolument symétrique l'un par rapport à l'autre, et, examinés sur le modèle, on constate qu'ils sont situés exactement sur le prolongement de la paroi latérale du canal hépato-entérique.

Etudiés sur des coupes transversales, on ne les trouve que sur cinq coupes à 1/100 de millimètre, et ils se présentent comme deux petits culs-de-sac de la cavité digestive, ou plutôt du rudiment du canal cholédoque qui existe à ce niveau.

Ils sont délimités par un épithélium cylindrique en tout semblable à celui qni constitue la paroi du tube digestif.

Sur la figure 19, on voit que cet épithélium se continue vers le haut avec celui qui forme la paroi latérale du tube digestif, et vers le bas avec celui qui délimite la vésicule biliaire.

Un peu en arrière de ce point, ils s'effacent complètement,

et l'on voit alors se faire la continuité entre ces deux derniers organes, sans que l'on puisse distinguer de limite nette entre eux (fig. 20, pl. XIX).

Ces deux petits diverticules sont les ébauches pancréatiques ventrales. Comme chez tous les autres Vertébrés où on les a rencontrées, elles naissent du point où les canaux biliaires viennent déboucher dans le tube digestif.

Ces ébauches pancréatiques n'ont pas encore été signalées chez les Reptiles. *Saint-Remy* (20) décrit bien des pancréas ventraux, mais il n'a pas vu, et il ne pouvait pas voir sur ses embryons, beaucoup trop avancés, les deux diverticules dont je viens de parler. Ce qu'il a décrit est un véritable pancréas ventral, et nous verrons plus tard qu'il est dans l'erreur lorsqu'il considère la partie droite et la partie gauche de cet organe, comme étant en réalité un pancréas ventral droit et un gauche ; à moins qu'il n'y ait, entre la Couleuvre et le Lézard, des différences considérables.

Quant à *Janosik* (21), les premiers embryons qu'il a étudiés sont trop jeunes. Le pancréas ventral n'y existe pas encore. Il saute alors à des stades beaucoup plus avancés où les ébauches sont tellement modifiées qu'il fait provenir les pancréas accessoires (l'un proximal, l'autre distal) de la paroi du canal pancréatique dorsal, fusionné avec le canal cholédoque.

Or, au stade que nous décrivons, le pancréas dorsal est encore bien indépendant des canaux biliaires. On le voit très bien sur le modèle E, fortement dévié vers la droite, et son conduit excréteur, déjà assez allongé, suit une direction presque perpendiculaire à celle du tube digestif, et vient déboucher dans ce dernier organe, à l'union de sa face dorsale et de sa face latérale droite. Cette embouchure du canal pancréatique dorsal et les diverticules pancréatiques ventraux sont situés presque dans un même plan transversal, mais en tout cas ils sont totalement indépendants les uns des autres.

A ce stade important, nous assistons donc à la différenciation, aux dépens des bourgeons hépatiques, des canaux biliaires proprement dits ; nous constatons en outre l'apparition de deux diverticules pancréatiques ventraux, l'un droit, l'autre gauche.

Stade F.

A partir de ce stade, nous ne nous étendrons plus sur l'évolution

de l'appareil excréteur du foie. Elle n'offre plus qu'un intérêt spécial, limité au seul Lacerta muralis.

Nous nous bornerons à signaler les principaux changements survenus dans le mode d'embouchure de ces canaux.

Au contraire, le développement des pancréas devient très intéressant à suivre, parce qu'il s'écarte assez bien de ce que l'on a décrit dans les autres groupes.

Au sujet des canaux biliaires, la principale modification que l'on constate est l'existence, à ce moment, d'un véritable canal cystique.

Son développement, déjà entrevu au stade précédent, est dû au concours de deux facteurs.

D'abord la vésicule biliaire s'est accrue, s'est renflée; en un mot, est devenue une véritable vésicule.

Ensuite, l'étranglement circulaire déjà signalé au stade E, se produisant sur tout le pourtour suivant lequel elle se continuait avec le tube digestif, s'est accusé fortement et a isolé en partie ces deux organes, ne les laissant plus réunis que par un canal assez étroit, qui subit ensuite un allongement propre.

C'est le canal cystique.

De leur côté, les canaux biliaires ont subi certains changements. Au lieu du canal hépato-cystique unique, et bifurqué en avant, du stade précédent, il existe maintenant deux canaux hépato-cystiques assez longs, se terminant en avant dans le foie, par l'intermédiaire de ramifications secondaires, venant en arrière déboucher isolément dans la vésicule biliaire, l'un au niveau de la partie antérieure de sa face latérale droite, l'autre au niveau du point où elle se continue dans le canal cystique (fig. 21, pl. XX).

Ces deux canaux proviennent-ils de la subdivision du canal unique du stade précédent? Ou bien ne sont-ils que les deux branches de bifurcation de ce canal unique, qui, par suite de la disparition de ce dernier, englobé par la vésicule biliaire en voie de développement, et en faisant maintenant partie intégrante, seraient devenus de véritables canaux hépato-cystiques?

Cette dernière hypothèse me paraît la plus plausible.

Le canal hépato-entérique a subi les mêmes modifications que le canal hépato-cystique.

Il existe maintenant deux canaux hépato-entériques venant déboucher dans la gouttière cholédoque.

Or, à ce stade, il s'est encore produit un étranglement de cette gouttière, qui n'était en somme que le confluent des canaux hépato-entérique et cystique.

Cet étranglement a eu pour effet d'écarter un peu ces canaux du tube digestif, et de transformer cette gouttière cholédoque en un court mais large canal, que nous appelons canal cholédoque (voy. Modèle F, pl. XVIII). Cette brièveté du canal cholédoque fait que nous pourrons conserver le nom de canaux hépato-entériques aux conduits dont nous venons de parler.

Pour en finir avec l'appareil excréteur du foie, ajoutons que les courbures du tube digestif déjà signalées aux stades précédents se sont encore accusées, et que le canal cholédoque vient maintenant déboucher sur la courbe à convexité antérieure du duodenum. (Modèle F.)

Les *pancréas ventraux*, si nettement ébauchés à droite et à gauche du stade précédent, présentent des particularités importantes et caractéristiques.

A la phase précédente, ils se présentaient de chaque côté comme une saillie de la paroi latérale du pédicule qui établissait la continuité entre les conduits excréteurs du foie et le tube digestif, et que nous avions appelé gouttière cholédoque.

Rappelons en outre qu'ils se trouvaient exactement sur le prolongement de la paroi latérale du canal hépato-entérique.

Le pédicule en question s'est rétréci, s'est un peu allongé, et est devenu un large canal cholédoque.

Seulement, on ne constate plus l'existence que d'une seule ébauche pancréatique ventrale. Celle-ci siège du côté droit et se présente comme un tube à paroi formée d'un épithélium cylindrique simple. Ce tube se dirige d'arrière en avant, parallèlement au canal hépato-entérique droit. (Modèle F et fig. 21, 22, pl. XX.)

En avant, il se termine en cul-de-sac, en arrière, il vient déboucher dans le canal cholédoque, au niveau de sa face latérale droite (fig. 23, et Modèle F).

Le canal hépato-entérique droit, lui, vient y déboucher tout à côté, mais au niveau de sa paroi dorsale (fig. 23, pl. XX). Ce tube pancréatique résulte de l'accroissement d'arrière en avant de l'extrémité du petit diverticule droit du stade précédent. (Comparer modèles E et F.)

J'insiste sur l'origine et la situation de l'ébauche pancréatique

ventrale à ce stade. Elles se constatent très bien sur les reconstructions et sur les coupes transversales. Seulement, sur ces dernières, il n'est pas du tout facile de reconnaître cette ébauche. Elle a absolument la même texture que les conduits hépato-entériques et suit un trajet parallèle au leur. On est donc fort exposé à la confondre avec un conduit excréteur du foie, si l'on ne suit pas très attentivement toute la série des coupes.

Quant au diverticule pancréatique ventral gauche qui existait au stade précédent, on n'en retrouve plus de traces.

Il se trouvait sur le prolongement de la paroi latérale gauche du canal hépato-entérique. A ce stade, la paroi qui le délimitait s'est confondue avec la paroi du canal hépato-entérique gauche et du canal cholédoque, dans lequel ce conduit débouche.

Si l'on compare, en effet, la fig. 23 avec la fig. 19, on croirait qu'il existe la plus grande analogie entre les deux stades, et que, chez l'embryon que nous décrivons, les deux diverticules latéraux du canal cholédoque sont deux ébauches pancréatiqnes ventrales, comme celles représentées fig. 19, pl. XIX.

Mais si l'on examine la série des coupes, on constate que le diverticule droit est bien le point d'embouchure du pancréas ventral droit que nous avons décrit plus haut, tandis que le diverticule gauche n'est que le point d'embouchure du canal hépato-entérique gauche (comp. fig. 21, 22, 23, pl. XX).

Ce qui revient à dire que la paroi du diverticule pancréatique gauche du stade précédent s'est confondue avec la paroi du canal hépato-entérique, et est par conséquent disparue, en tant qu'ébauche pancréatique.

Il est très intéressant de constater l'apparition, à un moment donné, d'une double ébauche au pancréas ventral, puis l'atrophie de l'une d'entre elles, la gauche, tandis que l'autre seule s'accroît et se développe.

Cela ne concorde pas avec ce qui a été décrit dans les autres groupes de vertébrés, par *Götte*, *Göppert*, *Stoss*, *Félix*, etc.

Partout ailleurs, en effet, ou bien les deux pancréas ventraux se développent, ou bien ils se fusionnent, dès leur apparition, en une ébauche unique.

Rien de semblable n'existe chez Lacerta muralis. Il n'est pas possible de soutenir que les deux ébauches se sont fusionnées en une seule, qui occuperait la partie droite du duodénum.

La [illegible] ces ébauches sur les parois latérales du canal [illegible] leur mode d'apparition, leur évolution, ne permettent pas [illegible] interprétation.

[illegible] contestable qu'ici le pancréas ventral droit [illegible] développe, et que le pancréas ventral gauche [illegible] un nombre suffisant de stades pour pouvoir [illegible] de ces organes.

[illegible] pendant lequel les deux ébauches [illegible] existent, est très fugace, et qu'il faut pour [illegible], à moins d'un heureux hasard, disposer [illegible]

[illegible] sujet du *pancréas dorsal*.

Le [illegible] naissance commence à fournir des diver-[illegible] constitue maintenant un organe [illegible] dorsalement et à droite du tube [illegible]

[illegible] conduit excréteur, non plus dans [illegible] au milieu de sa paroi latérale [illegible] dorsale par suite du mouvement de [illegible] 24, pl. XX).

[illegible] dans le même plan transversal [illegible] Modèle F.)

[illegible] dans son trajet, une forte courbe à [illegible] concavité passe la veine porte, au [illegible] ventral pour contourner la face [illegible]

[illegible] à son conduit excréteur, est [illegible] de son étendue, avec la [illegible] entre lui et le tube [illegible]

[illegible]

[illegible] dans la description [illegible]

[illegible] détaillée des canaux [illegible]

[illegible] notable du canal cys-[illegible] du canal cholé-[illegible]

Quant aux canaux hépato-cystiques et hépato-entériques, je n'ai rien de plus à en dire que ce que j'en ai déjà dit antérieurement.

Ce qui nous intéresse, à ce stade, ce sont les pancréas ventral et dorsal. Le premier s'est notablement accru. Cependant, il est toujours formé par un simple tube à paroi épithéliale cylindrique.

Il part de la face latérale droite du canal cholédoque et se dirige d'abord d'arrière en avant comme chez l'embryon précédent. Après un court trajet dans ce sens, il se recourbe à angle droit, et se dirige alors dorsalement, allant à la rencontre du conduit excréteur du pancréas dorsal. (Modèle G, pl. XVIII.) A ce stade il se termine en cul-de-sac avant de l'avoir atteint et en est encore tout à fait indépendant.

Pas plus qu'au stade précédent, il n'y a trace de pancréas ventral gauche.

Le pancréas dorsal, volumineux déjà, est fortement dévié vers la droite. Son conduit excréteur, très long, décrit, plus encore que chez l'embryon F, une forte courbe dont la concavité postérieure est occupée par la veine porte.

Ce conduit vient déboucher dans le canal cholédoque, au point où celui-ci va se continuer avec le tube digestif.

Nous voyons donc que le pancréas dorsal aboutissait d'abord à la paroi dorsale du tube digestif. Plus tard, c'est à l'union de la paroi dorsale avec la paroi latérale droite qu'il le fait; plus tard encore, c'est au milieu de sa paroi latérale droite. Enfin, à ce stade, il y débouche par l'intermédiaire du canal cholédoque. De dorsal, il est donc devenu ventral.

Dans le court canal cholédoque qui existe chez Lacerta muralis viennent donc déboucher : le canal cystique, les canaux hépato-entériques, le canal pancréatique ventral et le canal pancréatique dorsal.

Les changements de position de ce dernier, fort intéressants, ont déjà été constatés, chez Lacerta agilis, par *Janosik* (21).

Chez un embryon plus âgé, aux dépens de l'ébauche pancréatique ventrale, s'est formé du tissu glandulaire proprement dit.

Le tube épithélial qui constituait cette ébauche a fourni des diverticules collatéraux qui, se subdivisant eux-mêmes, ont donné naissance à un véritable pancréas ventral qui entoure l'extrémité proximale du canal pancréatique dorsal.

En outre, les conduits excréteurs des deux pancréas, déjà très

rapprochés au stade précédent, se sont fusionnés au voisinage de leur embouchure dans le canal cholédoque.

Les acini glandulaires du pancréas ventral sont donc comme appendus au conduit excréteur du pancréas dorsal. C'est ce qui a fait croire à *Janosik* qu'ils s'étaient développés aux dépens de ce dernier.

Pendant longtemps encore, la masse glandulaire du pancréas dorsal reste bien distincte de celle du pancréas ventral. Il n'y a encore en réalité que les conduits excréteurs qui soient confondus.

J'ajouterai enfin qu'il m'a paru y avoir une différence de texture entre les deux pancréas.

Je ne veux pas insister davantage sur ce point pour le moment; mes observations ne sont pas assez complètes.

Conclusions relatives aux Reptiles.

La première ébauche du foie consiste dans l'apparition d'un renflement longitudinal, du pourtour ventral du tube digestif, occupant toute l'étendue du trajet de ce dernier depuis l'extrémité postérieure du sinus veineux jusqu'à l'ombilic.

Ce renflement est dû à la présence d'une gouttière, longitudinale également, formée aux dépens de la partie ventrale de la lumière du tube digestif et régnant dans toute l'étendue du renflement.

La paroi épithéliale qui limite cette gouttière, et qui n'est qu'une expansion de la paroi ventrale du tube digestif, *ne se comporte pas de la même façon dans la partie antérieure et dans la partie postérieure de l'ébauche.*

Dans les deux tiers antérieurs, elle prolifère activement, fournit de nombreuses travées de tissu hépatique.

Cette portion antérieure constitue ce que nous appellerons l'*ébauche hépatique proprement dite.* Elle donnera naissance au foie et à ses conduits excréteurs.

Dans le tiers postérieur, la paroi qui délimite la gouttière hépatique ne prolifère jamais. Elle n'est jamais formative de tissu hépatique. *Cette portion postérieure constitue ce que nous appellerons l'ébauche cystique.* Elle donnera naissance à la vésicule biliaire et au canal cystique.

Plus tard l'ébauche hépatique proprement dite se divise en deux parties par l'apparition d'une zone libre intermédiaire.

Ces deux parties, l'une antérieure, l'autre postérieure, constituent les deux bourgeons formatifs de tissu hépatique.

Dans la suite, le bourgeon postérieur reste en rapport exclusivement avec la vésicule biliaire, et donne finalement naissance aux canaux hépato-cystiques; le bourgeon antérieur reste en rapport avec le tube digestif et donne, en fin de compte, les canaux hépato-entériques.

De son côté, la vésicule biliaire finit par s'isoler du tube digestif et par n'y être plus reliée que par le canal cystique.

La formation et la délimitation de ces bourgeons et de ces canaux sont surtout dues à un processus d'étranglement.

Ce même processus amène la formation d'un canal cholédoque rudimentaire.

Le pancréas dorsal est produit par un diverticule de la paroi dorsale du tube digestif; ce diverticule donnera naissance au pancréas et à son conduit excréteur.

Ce dernier se rapproche peu à peu du canal cholédoque et finit par y déboucher.

Le pancréas ventral est primitivement double : un droit et un gauche, qui sont tous deux des diverticules des parois latérales du canal cholédoque.

Le pancréas ventral gauche disparaît.

Le pancréas ventral droit, seul, continue à évoluer.

Son conduit excréteur vient fusionner avec celui du pancréas dorsal, et le tissu pancréatique qu'il fournit se développe autour de l'extrémité proximale du canal pancréatique dorsal.

Le canal cholédoque est le confluent des conduits excréteurs des deux pancréas, des canaux cystiques et hépato-entériques.

Mammifères (Lapin).

Il me paraît inutile de faire de nouveau la bibliographie complète du développement du foie chez les Mammifères. Elle a été faite à différentes reprises dans ces derniers temps.

Disons seulement que l'on n'est pas d'accord sur la question de savoir si le foie se développe aux dépens d'un seul ou de deux bourgeons formés par la paroi ventrale du tube digestif.

His, et récemment *Hammar*, ont soutenu la première manière de voir.

Kölliker et *Félix* ont soutenu la seconde.

Disons cependant que les deux bourgeons décrits par *Félix* ne sont pas tout à fait semblables, ni par leur situation, ni par leur mode d'apparition, à ceux décrits par *Kölliker*.

Quant à la vésicule biliaire, d'après tous ces auteurs, elle apparaît ultérieurement, sous forme d'un diverticule du bourgeon hépatique.

Les observations que nous avons pu faire sur des embryons de lapin nous donnent, croyons-nous, la raison d'être de ces divergences.

Elles nous permettent, en outre, d'envisager les premières phases du développement du foie d'une façon assez différente de celle qui avait été adoptée jusqu'ici.

En ce qui concerne le développement du pancréas, *Stoss* (10), le premier, et après lui *Hamburger* (14), *Félix* (11), *Wlassow* (22) et *Jankelowitz* (23), ont déjà accumulé des observations nombreuses, qui ont démontré que chez différents Mammifères, et notamment chez l'Homme, il existe un pancréas ventral, naissant par deux ébauches, une droite et une gauche, de la paroi du canal cholédoque. Ces deux ébauches se fusionnent entre elles d'une part, et avec le pancréas dorsal d'autre part. Le conduit excréteur du pancréas dorsal est l'homologue du canal de Santorini de l'homme, celui du pancréas ventral est le canal de Wirsung.

Les nombreux travaux déjà publiés sur cette question, et les observations que nous avons faites sur le développement du foie et du pancréas chez les Sélaciens et les Reptiles, nous permettront d'être plus bref dans l'exposé de nos recherches.

Embryon de neuf jours et demi.

C'est lui qui servira de point de départ à notre description. C'est à ce stade que nous avons pu reconnaître la première apparition d'une ébauche du foie, ou plutôt d'une disposition spéciale du tube digestif, que la suite du développement nous a montré être cette ébauche.

Le modèle représente le tube digestif dans toute la partie de son trajet comprise entre l'extrémité postérieure du sinus veineux et l'ombilic.

En avant du sinus veineux, le tube digestif présente la forme d'une fente très allongée transversalement, et délimitée par une rangée unique de cellules cubiques. Suivie d'avant en arrière, on voit cette fente se rétrécir dans le sens transversal, mais s'allonger

au contraire dans le sens dorso-ventral, sans que la constitution de sa paroi se modifie d'une façon appréciable.

Au voisinage de l'extrémité postérieure du sinus veineux, le tube digestif a, en coupe transversale, la forme d'un tétragone allongé de haut en bas, dont les deux côtés ventraux s'unissent entre eux, à angle aigu, vers le bas, tandis qu'ils s'unissent vers le haut, à angle obtus, avec les deux côtés dorsaux, beaucoup plus courts.

L'allongement dans le sens dorso-ventral du tube digestif est donc surtout dû à un plissement, dans ce sens, de la paroi nettement ventrale qui délimitait la fente transversale des régions antérieures.

Immédiatement en arrière du sinus veineux, cet allongement s'accentue brusquement (fig. 25, et Modèle 1, pl. XVIII) ; le bord inférieur de l'organe pénètre dans le tissu conjonctif du septum transversum, vient s'insinuer entre les deux troncs formés par l'union des veines ombilicales et omphalo-mésentériques. De plus, la partie inférieure du tube digestif, engagée entre ces deux troncs, s'étale dans le sens transversal et vient se mettre en rapport direct, s'appliquer sur la paroi dorsale de la cavité péricardique. (Modèle 1, et fig. 25.)

En somme, le tube digestif non seulement s'allonge vers le bas, mais encore se renfle à sa partie inférieure.

La cavité digestive subit les mêmes modifications que la paroi qui la délimite. Elle aussi se dilate, se renfle vers le bas, et présente même inférieurement deux prolongements ou diverticules latéraux, un droit et un gauche (fig. 25, pl. XX).

Cette disposition persiste jusqu'au niveau de l'ombilic.

Là, l'hypoblaste se réfléchit, et, latéralement, vient doubler l'épiblaste pour former le proamnios, tandis que, sur la ligne médiane, il vient tapisser les parois postérieure et inférieure de la cavité péricardique. (Voy. Bibliographie 25.)

En résumé, entre l'extrémité postérieure du sinus veineux et l'ombilic, le tube digestif présente une large dilatation en forme de gouttière, de son pourtour ventral, qui vient former dans le septum transversum, entre les vaisseaux omphalo-mésentériques et ombilicaux, une volumineuse saillie, creuse, légèrement aplatie de bas en haut. (Modèle 1.)

Lorsque l'on examine, à un fort grossissement, les parois du tube digestif, dans la région de ce renflement ventral, on constate la texture suivante (fig. 25).

Or, à ce stade, il s'est encore produit un étranglement de cette gouttière, qui n'était en somme que le confluent des canaux hépato-entérique et cystique.

Cet étranglement a eu pour effet d'écarter un peu ces canaux du tube digestif, et de transformer cette gouttière cholédoque en un court mais large canal, que nous appelons canal cholédoque (voy. Modèle F, pl. XVIII). Cette brièveté du canal cholédoque fait que nous pourrons conserver le nom de canaux hépato-entériques aux conduits dont nous venons de parler.

Pour en finir avec l'appareil excréteur du foie, ajoutons que les courbures du tube digestif déjà signalées aux stades précédents se sont encore accusées, et que le canal cholédoque vient maintenant déboucher sur la courbe à convexité antérieure du duodenum. (Modèle F.)

Les *pancréas ventraux*, si nettement ébauchés à droite et à gauche du stade précédent, présentent des particularités importantes et caractéristiques.

A la phase précédente, ils se présentaient de chaque côté comme une saillie de la paroi latérale du pédicule qui établissait la continuité entre les conduits excréteurs du foie et le tube digestif, et que nous avions appelé gouttière cholédoque.

Rappelons en outre qu'ils se trouvaient exactement sur le prolongement de la paroi latérale du canal hépato-entérique.

Le pédicule en question s'est rétréci, s'est un peu allongé, et est devenu un large canal cholédoque.

Seulement, on ne constate plus l'existence que d'une seule ébauche pancréatique ventrale. Celle-ci siège du côté droit et se présente comme un tube à paroi formée d'un épithélium cylindrique simple. Ce tube se dirige d'arrière en avant, parallèlement au canal hépato-entérique droit. (Modèle F et fig. 21, 22, pl. XX.)

En avant, il se termine en cul-de-sac, en arrière, il vient déboucher dans le canal cholédoque, au niveau de sa face latérale droite (fig. 23, et Modèle F).

Le canal hépato-entérique droit, lui, vient y déboucher tout à côté, mais au niveau de sa paroi dorsale (fig. 23, pl. XX). Ce tube pancréatique résulte de l'accroissement d'arrière en avant de l'extrémité du petit diverticule droit du stade précédent. (Comparer modèles E et F.)

J'insiste sur l'origine et la situation de l'ébauche pancréatique

bablement ces plissements droit et gauche que *Kölliker* désigne sous le nom de bourgeons hépatiques.

En réalité chacun d'eux constitue l'une des moitiés de la gouttière que nous venons de décrire, et qui ne se forme que lorsque le tube digestif s'est fermé à ce niveau; en d'autres termes quand l'ombilic a été reporté en arrière.

Nous pourrions déjà rapprocher l'ébauche primitive dont nous venons de parler de celle que nous avons reconnue chez les Sélaciens et les Reptiles. Nous réserverons cependant cette comparaison pour plus tard, lorsque nous aurons décrit un embryon de dix jours, où les faits sont beaucoup plus caractéristiques.

Nous ne nous étendrons pas plus sur la topographie de cette ébauche et sur ses rapports avec le septum transversum et les vaisseaux qui le parcourent. Nous en avons dit suffisamment ici, pour que l'on comprenne sa situation, et nous ne pouvons, pour plus de détails, que renvoyer au travail que nous avons publié antérieurement sur le développement du diaphragme (**25**).

Embryon de dix jours.

Ce stade est très intéressant, parce que nous pourrons y reconnaître avec la plus grande netteté, sur la gouttière ventrale du tube digestif, la présence de ces deux zones distinctes que nous avons appelées ébauche hépatique proprement dite, et ébauche cystique, chez les Sélaciens et chez les Reptiles.

Le modèle 2, pl. XVIII, représente encore la portion du tube digestif comprise entre l'extrémité postérieure du sinus veineux et l'ombilic.

L'ébauche du foie n'est encore constituée que par un renflement, une dilatation en forme de gouttière, de la partie ventrale du tube digestif, engagée dans le septum transversum, entre les troncs formés par l'union des veines ombilicales et omphalo-mésentériques, et siégeant sur toute l'étendue de l'organe comprise entre le sinus veineux et l'ombilic.

Aucun processus d'étranglement n'est encore venu modifier les rapports de l'ébauche du foie avec le tube digestif.

L'examen du modèle 2 montre que cette ébauche est devenue volumineuse, très saillante, et aussi très étalée transversalement, dans toute sa partie antérieure.

En arrière elle diminue progressivement de volume, et n'est plus

La situation de ces ébauches sur les parois latérales du canal cholédoque, leur mode d'apparition, leur évolution, ne permettent pas une pareille interprétation.

Il ne me paraît pas contestable qu'ici le pancréas ventral droit seul persiste et se développe, et que le pancréas ventral gauche disparaît, si l'on étudie un nombre suffisant de stades pour pouvoir suivre pas à pas l'évolution de ces organes.

J'ajouterai enfin que le stade pendant lequel les deux ébauches pancréatiques ventrales existent, est très fugace, et qu'il faut pour en constater l'existence, à moins d'un heureux hasard, disposer d'un nombreux matériel.

Un mot pour finir, au sujet du *pancréas dorsal.*

Le tube qui lui a donné naissance commence à fournir des diverticules secondaires, et le pancréas constitue maintenant un organe relativement volumineux situé dorsalement et à droite du tube digestif.

Il vient déboucher par un long conduit excréteur, non plus dans le bord dorsal du duodénum, mais au milieu de sa paroi latérale droite, qui est devenue presque dorsale par suite du mouvement de rotation du tube digestif (fig. 24, pl. XX).

Son point d'embouchure est situé dans le même plan transversal que celui du canal cholédoque. (Modèle F.)

Ajoutons que ce canal décrit, dans son trajet, une forte courbe à concavité postérieure. Dans cette concavité passe la veine porte, au point où elle traverse le mésentère ventral pour contourner la face dorsale du duodénum.

Le pancréas dorsal, qui est appendu à son conduit excréteur, est donc en rapport, sur la plus grande partie de son étendue, avec la face dorsale de la veine porte qui est interposée entre lui et le tube digestif (fig. 24).

Stade G.

Nous pouvons maintenant aller rapidement dans la description des phases ultérieures du développement.

Nous ne nous attarderons pas à l'étude détaillée des canaux excréteurs du foie.

Bornons-nous à signaler un allongement notable du canal cystique et un autre, beaucoup moins considérable, du canal cholédoque.

Quant aux canaux hépato-cystiques et hépato-entériques, je n'ai rien de plus à en dire que ce que j'en ai déjà dit antérieurement.

Ce qui nous intéresse, à ce stade, ce sont les pancréas ventral et dorsal. Le premier s'est notablement accru. Cependant, il est toujours formé par un simple tube à paroi épithéliale cylindrique.

Il part de la face latérale droite du canal cholédoque et se dirige d'abord d'arrière en avant comme chez l'embryon précédent. Après un court trajet dans ce sens, il se recourbe à angle droit, et se dirige alors dorsalement, allant à la rencontre du conduit excréteur du pancréas dorsal. (Modèle G, pl. XVIII.) A ce stade il se termine en cul-de-sac avant de l'avoir atteint et en est encore tout à fait indépendant.

Pas plus qu'au stade précédent, il n'y a trace de pancréas ventral gauche.

Le pancréas dorsal, volumineux déjà, est fortement dévié vers la droite. Son conduit excréteur, très long, décrit, plus encore que chez l'embryon F, une forte courbe dont la concavité postérieure est occupée par la veine porte.

Ce conduit vient déboucher dans le canal cholédoque, au point où celui-ci va se continuer avec le tube digestif.

Nous voyons donc que le pancréas dorsal aboutissait d'abord à la paroi dorsale du tube digestif. Plus tard, c'est à l'union de la paroi dorsale avec la paroi latérale droite qu'il le fait; plus tard encore, c'est au milieu de sa paroi latérale droite. Enfin, à ce stade, il y débouche par l'intermédiaire du canal cholédoque. De dorsal, il est donc devenu ventral.

Dans le court canal cholédoque qui existe chez Lacerta muralis viennent donc déboucher : le canal cystique, les canaux hépato-entériques, le canal pancréatique ventral et le canal pancréatique dorsal.

Les changements de position de ce dernier, fort intéressants, ont déjà été constatés, chez Lacerta agilis, par *Janosik* (21).

Chez un embryon plus âgé, aux dépens de l'ébauche pancréatique ventrale, s'est formé du tissu glandulaire proprement dit.

Le tube épithélial qui constituait cette ébauche a fourni des diverticules collatéraux qui, se subdivisant eux-mêmes, ont donné naissance à un véritable pancréas ventral qui entoure l'extrémité proximale du canal pancréatique dorsal.

En outre, les conduits excréteurs des deux pancréas, déjà très

rapprochés au stade précédent, se sont fusionnés au voisinage de leur embouchure dans le canal cholédoque.

Les acini glandulaires du pancréas ventral sont donc comme appendus au conduit excréteur du pancréas dorsal. C'est ce qui a fait croire à *Janosik* qu'ils s'étaient développés aux dépens de ce dernier.

Pendant longtemps encore, la masse glandulaire du pancréas dorsal reste bien distincte de celle du pancréas ventral. Il n'y a encore en réalité que les conduits excréteurs qui soient confondus.

J'ajouterai enfin qu'il m'a paru y avoir une différence de texture entre les deux pancréas.

Je ne veux pas insister davantage sur ce point pour le moment; mes observations ne sont pas assez complètes.

Conclusions relatives aux Reptiles.

La première ébauche du foie consiste dans l'apparition d'un renflement longitudinal, du pourtour ventral du tube digestif, occupant toute l'étendue du trajet de ce dernier depuis l'extrémité postérieure du sinus veineux jusqu'à l'ombilic.

Ce renflement est dû à la présence d'une gouttière, longitudinale également, formée aux dépens de la partie ventrale de la lumière du tube digestif et régnant dans toute l'étendue du renflement.

La paroi épithéliale qui limite cette gouttière, et qui n'est qu'une expansion de la paroi ventrale du tube digestif, *ne se comporte pas de la même façon dans la partie antérieure et dans la partie postérieure de l'ébauche.*

Dans les deux tiers antérieurs, elle prolifère activement, fournit de nombreuses travées de tissu hépatique.

Cette portion antérieure constitue ce que nous appellerons l'*ébauche hépatique proprement dite*. Elle donnera naissance au foie et à ses conduits excréteurs.

Dans le tiers postérieur, la paroi qui délimite la gouttière hépatique ne prolifère jamais. Elle n'est jamais formative de tissu hépatique. *Cette portion postérieure constitue ce que nous appellerons l'ébauche cystique*. Elle donnera naissance à la vésicule biliaire et au canal cystique.

Plus tard l'ébauche hépatique proprement dite se divise en deux parties par l'apparition d'une zone libre intermédiaire.

Ces deux parties, l'une antérieure, l'autre postérieure, constituent les deux bourgeons formatifs de tissu hépatique.

Dans la suite, le bourgeon postérieur reste en rapport exclusivement avec la vésicule biliaire, et donne finalement naissance aux canaux hépato-cystiques; le bourgeon antérieur reste en rapport avec le tube digestif et donne, en fin de compte, les canaux hépato-entériques.

De son côté, la vésicule biliaire finit par s'isoler du tube digestif et par n'y être plus reliée que par le canal cystique.

La formation et la délimitation de ces bourgeons et de ces canaux sont surtout dues à un processus d'étranglement.

Ce même processus amène la formation d'un canal cholédoque rudimentaire.

Le pancréas dorsal est produit par un diverticule de la paroi dorsale du tube digestif; ce diverticule donnera naissance au pancréas et à son conduit excréteur.

Ce dernier se rapproche peu à peu du canal cholédoque et finit par y déboucher.

Le pancréas ventral est primitivement double : un droit et un gauche, qui sont tous deux des diverticules des parois latérales du canal cholédoque.

Le pancréas ventral gauche disparaît.

Le pancréas ventral droit, seul, continue à évoluer.

Son conduit excréteur vient fusionner avec celui du pancréas dorsal, et le tissu pancréatique qu'il fournit se développe autour de l'extrémité proximale du canal pancréatique dorsal.

Le canal cholédoque est le confluent des conduits excréteurs des deux pancréas, des canaux cystiques et hépato-entériques.

MAMMIFÈRES (LAPIN).

Il me paraît inutile de faire de nouveau la bibliographie complète du développement du foie chez les Mammifères. Elle a été faite à différentes reprises dans ces derniers temps.

Disons seulement que l'on n'est pas d'accord sur la question de savoir si le foie se développe aux dépens d'un seul ou de deux bourgeons formés par la paroi ventrale du tube digestif.

His, et récemment *Hammar*, ont soutenu la première manière de voir.

Kölliker et *Félix* ont soutenu la seconde.

Disons cependant que les deux bourgeons décrits par *Félix* ne sont pas tout à fait semblables, ni par leur situation, ni par leur mode d'apparition, à ceux décrits par *Kölliker*.

Quant à la vésicule biliaire, d'après tous ces auteurs, elle apparaît ultérieurement, sous forme d'un diverticule du bourgeon hépatique.

Les observations que nous avons pu faire sur des embryons de lapin nous donnent, croyons-nous, la raison d'être de ces divergences.

Elles nous permettent, en outre, d'envisager les premières phases du développement du foie d'une façon assez différente de celle qui avait été adoptée jusqu'ici.

En ce qui concerne le développement du pancréas, *Stoss* (10), le premier, et après lui *Hamburger* (14), *Félix* (11), *Wlassow* (22) et *Jankelowitz* (23), ont déjà accumulé des observations nombreuses, qui ont démontré que chez différents Mammifères, et notamment chez l'Homme, il existe un pancréas ventral, naissant par deux ébauches, une droite et une gauche, de la paroi du canal cholédoque. Ces deux ébauches se fusionnent entre elles d'une part, et avec le pancréas dorsal d'autre part. Le conduit excréteur du pancréas dorsal est l'homologue du canal de Santorini de l'homme, celui du pancréas ventral est le canal de Wirsung.

Les nombreux travaux déjà publiés sur cette question, et les observations que nous avons faites sur le développement du foie et du pancréas chez les Sélaciens et les Reptiles, nous permettront d'être plus bref dans l'exposé de nos recherches.

Embryon de neuf jours et demi.

C'est lui qui servira de point de départ à notre description. C'est à ce stade que nous avons pu reconnaître la première apparition d'une ébauche du foie, ou plutôt d'une disposition spéciale du tube digestif, que la suite du développement nous a montré être cette ébauche.

Le modèle représente le tube digestif dans toute la partie de son trajet comprise entre l'extrémité postérieure du sinus veineux et l'ombilic.

En avant du sinus veineux, le tube digestif présente la forme d'une fente très allongée transversalement, et délimitée par une rangée unique de cellules cubiques. Suivie d'avant en arrière, on voit cette fente se rétrécir dans le sens transversal, mais s'allonger

au contraire dans le sens dorso-ventral, sans que la constitution de sa paroi se modifie d'une façon appréciable.

Au voisinage de l'extrémité postérieure du sinus veineux, le tube digestif a, en coupe transversale, la forme d'un tétragone allongé de haut en bas, dont les deux côtés ventraux s'unissent entre eux, à angle aigu, vers le bas, tandis qu'ils s'unissent vers le haut, à angle obtus, avec les deux côtés dorsaux, beaucoup plus courts.

L'allongement dans le sens dorso-ventral du tube digestif est donc surtout dû à un plissement, dans ce sens, de la paroi nettement ventrale qui délimitait la fente transversale des régions antérieures.

Immédiatement en arrière du sinus veineux, cet allongement s'accentue brusquement (fig. 25, et Modèle 1, pl. XVIII) ; le bord inférieur de l'organe pénètre dans le tissu conjonctif du septum transversum, vient s'insinuer entre les deux troncs formés par l'union des veines ombilicales et omphalo-mésentériques. De plus, la partie inférieure du tube digestif, engagée entre ces deux troncs, s'étale dans le sens transversal et vient se mettre en rapport direct, s'appliquer sur la paroi dorsale de la cavité péricardique. (Modèle 1, et fig. 25.)

En somme, le tube digestif non seulement s'allonge vers le bas, mais encore se renfle à sa partie inférieure.

La cavité digestive subit les mêmes modifications que la paroi qui la délimite. Elle aussi se dilate, se renfle vers le bas, et présente même inférieurement deux prolongements ou diverticules latéraux, un droit et un gauche (fig. 25, pl. XX).

Cette disposition persiste jusqu'au niveau de l'ombilic.

Là, l'hypoblaste se réfléchit, et, latéralement, vient doubler l'épiblaste pour former le proamnios, tandis que, sur la ligne médiane, il vient tapisser les parois postérieure et inférieure de la cavité péricardique. (Voy. Bibliographie 25.)

En résumé, entre l'extrémité postérieure du sinus veineux et l'ombilic, le tube digestif présente une large dilatation en forme de gouttière, de son pourtour ventral, qui vient former dans le septum transversum, entre les vaisseaux omphalo-mésentériques et ombilicaux, une volumineuse saillie, creuse, légèrement aplatie de bas en haut. (Modèle 1.)

Lorsque l'on examine, à un fort grossissement, les parois du tube digestif, dans la région de ce renflement ventral, on constate la texture suivante (fig. 25).

Dans toute sa partie dorsale, sa lumière est délimitée par un épithélium formé d'une seule couche de cellules cubiques.

Au fur et à mesure que l'on se rapproche de la partie ventrale, l'épithélium devient cylindrique, simple d'abord ; enfin, au niveau de la gouttière proprement dite, l'épithélium est stratifié, et, par places, manifestement en voie de prolifération.

Les cellules épithéliales produites par cette prolifération s'engagent dans le tissu conjonctif du septum transversum.

Ce processus est surtout manifeste dans la moitié gauche du renflement ventral.

Cependant, du côté droit, on constate aussi, en certains endroits, une multiplication active des éléments cellulaires, mais moins marquée qu'à gauche.

En tout cas, cette activité cellulaire n'existe que dans la partie antérieure du renflement, c'est-à-dire que, un peu en avant de l'ombilic, la prolifération cesse, et la partie ventrale dilatée du tube digestif se montre alors délimitée par un épithélium cylindrique, qu'une fine ligne brillante sépare du tissu conjonctif du septum transversum.

Cette large gouttière de la portion ventrale du tube digestif, dont la partie antérieure est en voie de prolifération, constitue la première ébauche du foie.

Il est peu probable qu'elle soit due à un accroissement propre de la partie ventrale du tube digestif.

Que l'on se rappelle que l'ombilic, dans les stades plus reculés, occupait une situation antérieure à celle qu'il occupe actuellement, et que l'hypoblaste qui limite le tube digestif vient s'étaler largement sur tout le pourtour de l'orifice ombilical.

Le bord antérieur de l'ombilic reculant progressivement d'avant en arrière, la ligne de réflexion de l'hypoblaste recule d'autant, et l'on peut dire que le renflement qui constitue à ce stade l'ébauche du foie est le résultat de ce mouvement de recul de l'ombilic.

La même remarque peut s'appliquer aux Sélaciens et aux Reptiles.

La preuve en est que, sur un embryon de lapin de 9 jours, on constate déjà, en arrière de l'ombilic, et cela sur plusieurs coupes successives, un plissement de l'hypoblaste, à droite comme à gauche. Ces plissements se trouvent au point où sera plus tard la gouttière hépatique, et en représentent la première apparition. Ce sont pro-

bablement ces plissements droit et gauche que *Kölliker* désigne sous le nom de bourgeons hépatiques.

En réalité chacun d'eux constitue l'une des moitiés de la gouttière que nous venons de décrire, et qui ne se forme que lorsque le tube digestif s'est fermé à ce niveau; en d'autres termes quand l'ombilic a été reporté en arrière.

Nous pourrions déjà rapprocher l'ébauche primitive dont nous venons de parler de celle que nous avons reconnue chez les Sélaciens et les Reptiles. Nous réserverons cependant cette comparaison pour plus tard, lorsque nous aurons décrit un embryon de dix jours, où les faits sont beaucoup plus caractéristiques.

Nous ne nous étendrons pas plus sur la topographie de cette ébauche et sur ses rapports avec le septum transversum et les vaisseaux qui le parcourent. Nous en avons dit suffisamment ici, pour que l'on comprenne sa situation, et nous ne pouvons, pour plus de détails, que renvoyer au travail que nous avons publié antérieurement sur le développement du diaphragme (**25**).

Embryon de dix jours.

Ce stade est très intéressant, parce que nous pourrons y reconnaître avec la plus grande netteté, sur la gouttière ventrale du tube digestif, la présence de ces deux zones distinctes que nous avons appelées ébauche hépatique proprement dite, et ébauche cystique, chez les Sélaciens et chez les Reptiles.

Le modèle 2, pl. XVIII, représente encore la portion du tube digestif comprise entre l'extrémité postérieure du sinus veineux et l'ombilic.

L'ébauche du foie n'est encore constituée que par un renflement, une dilatation en forme de gouttière, de la partie ventrale du tube digestif, engagée dans le septum transversum, entre les troncs formés par l'union des veines ombilicales et omphalo-mésentériques, et siégeant sur toute l'étendue de l'organe comprise entre le sinus veineux et l'ombilic.

Aucun processus d'étranglement n'est encore venu modifier les rapports de l'ébauche du foie avec le tube digestif.

L'examen du modèle 2 montre que cette ébauche est devenue volumineuse, très saillante, et aussi très étalée transversalement, dans toute sa partie antérieure.

En arrière elle diminue progressivement de volume, et n'est plus

constituée que par une saillie médiane ventrale, qui se prolonge jusqu'à l'ombilic.

L'accroissement de la partie antérieure de l'ébauche est dû à la quantité déjà relativement considérable de tissu épithélial formé par prolifération de ses parois.

Les coupes transversales montrent très bien que dans toute cette partie de l'ébauche les éléments cellulaires de sa paroi prolifèrent activement (fig. 26), et il en est résulté la formation d'un amas volumineux de cellules épithéliales, qui, d'une part, délimite la cavité de la gouttière, et d'autre part s'engage dans le tissu conjonctif du septum transversum.

La prolifération est surtout active au niveau des parois latérales de la gouttière hépatique, et cela aussi bien du côté droit que du côté gauche. Sur la ligne médiane, l'activité cellulaire est moins grande, tout en étant encore très réelle.

Quant à la cavité du renflement hépatique, c'est-à-dire à la gouttière proprement dite, elle a plutôt subi une certaine réduction.

En effet, une différence notable avec le stade précédent consiste dans ce fait, très net sur les figures, que la dilatation de la partie ventrale du tube digestif se fait maintenant très brusquement (fig. 26, 27, pl. XX).

La partie dorsale de la lumière intestinale se continue, par une portion rétrécie, avec sa partie ventrale, brusquement et considérablement dilatée, surtout dans le sens transversal (fig. 26).

Il en est de même pour les rapports des parois de la gouttière avec celles du tube digestif. Elles se continuent l'une dans l'autre, suivant un angle presque droit.

Il s'est donc produit un aplatissement de toute la partie du tube digestif située au-dessus de la gouttière hépatique, et qui a eu pour résultat de rapprocher l'une de l'autre les parois latérales de l'intestin et de donner à la gouttière la forme d'une massue un peu aplatie de bas en haut (fig. 26, 27, comparer avec fig. 25).

Cette disposition persiste dans toute l'étendue de l'ébauche du foie. Seulement, à une certaine distance de son extrémité postérieure, la prolifération épithéliale cesse complètement, et toute la portion de l'ébauche située immédiatement en avant de l'ombilic, se montre délimitée par un épithélium cylindrique, formé de deux ou trois couches cellulaires, nettement séparé du tissu conjonctif qui l'entoure, par une fine ligne brillante (fig. 27).

Cet aspect se présente environ sur l'étendue du tiers postérieur de l'ébauche du foie.

Celle-ci, chez un embryon de lapin de dix jours, a donc exactement la même constitution que chez le second embryon de lézard que nous avons décrit.

Nous pouvons, dès ce moment, la diviser en deux parties, se continuant directement l'une dans l'autre.

L'une, antérieure, est étalée dans le sens transversal. Sa paroi est en voie de prolifération active, c'est-à-dire est formative de tissu hépatique. C'est l'*ébauche hépatique proprement dite*.

L'autre, postérieure, se présente comme une saillie arrondie, à parois nettement délimitées, et non en voie de prolifération. C'est l'*ébauche cystique*.

Elles ne sont que des parties différentes d'une même formation, c'est-à-dire d'un renflement longitudinal de la partie ventrale du tube digestif, siégeant sur toute l'étendue du trajet de ce dernier, entre le sinus veineux et l'ombilic.

Ce renflement est dû à la présence d'une gouttière, longitudinale également, formée aux dépens de la partie ventrale de la lumière intestinale, et régnant dans toute l'étendue du renflement.

Les rapports de ces ébauches avec les vaisseaux du septum transversum sont les mêmes qu'au stade précédent.

Seulement l'ombilic a été reporté en arrière et, entre lui et la paroi postérieure de la cavité péricardique, s'est déjà développé un amas de tissu conjonctif se continuant en haut et en avant dans le septum transversum, et, vers le bas, entrant dans la constitution de la paroi ventrale du corps. (Voy. Bibliographie, **25** et **26**.)

C'est dans cet amas que se trouve l'ébauche cystique (fig. 27).

Avant d'abandonner ce stade, disons encore que l'aplatissement de bas en haut de l'ébauche hépatique fait que l'on pourrait dire qu'il y a là deux diverticules ou deux bourgeons latéraux, donnant naissance à du foie.

Il est exact que c'est surtout latéralement que l'ébauche hépatique proprement dite prolifère activement. Elle le fait aussi, cependant, sur la ligne médiane, et si elle le fait moins c'est dû à ce que là il y a très peu de tissu conjonciif interposé entre le renflement et la cavité péricardique. Il n'y a pas place pour une prolifération très active, tandis que, latéralement, le foie a toute l'étendue du septum transversum pour se développer.

Embryons de 10 1/2 à 11 jours.

Les changements produits à ce stade dans la constitution de l'ébauche du foie peuvent si complètement se ramener à ce que nous avons déjà vu chez les Sélaciens et les Reptiles, que nous pourrons pour ainsi dire nous borner à énoncer les faits, sans répéter les explications que nous avons déjà données dans les deux premières parties de ce travail.

De plus nous n'aurons pas à nous étendre sur la topographie des organes que nous étudions, sur leurs rapports, notamment avec le mésentère ventral et le septum transversum, pas plus que sur les changements de forme et de position que subit le tube digestif, ni sur le développement du foie, en tant qu'organe. L'étude très complète que vient de publier M. le professeur *Swaen* (**26**), et les travaux que nous avons publiés nous-même sur ces sujets (**24**, **25**), nous permettront d'être bref.

Nous devons cependant rappeler qu'à ce stade les embryons de lapin sont fortement incurvés, presque enroulés sur eux-mêmes.

Cette incurvation explique la forme du tube digestif et la situation de l'ébauche du foie sur le modèle 3, pl. XVIII.

Ce dernier représente le tube digestif, entre le sinus veineux et l'ombilic, c'est-à-dire précisément au point de la plus grande courbure de l'embryon; de telle sorte que le bord ventral de l'organe décrit un trajet fortement concave, son bord dorsal étant au contraire fortement convexe.

L'ébauche du foie occupe la concavité, l'ébauche pancréatique dorsale, la convexité de cette courbe.

Cela dit, nous pouvons reprendre la description du développement du foie et du pancréas.

Les travées hépatiques sont déjà nombreuses, s'étendent déjà loin dans l'épaisseur du septum transversum, de sorte que, dans la construction du modèle 3, nous n'avons représenté que l'origine à l'ébauche hépatique de ces travées.

L'une des modifications les plus importantes consiste dans un étranglement se produisant sur le pourtour suivant lequel la gouttière hépatique communiquait avec le tube digestif, amenant une séparation incomplète de ces deux organes.

Cet étranglement s'est produit dans deux directions.

D'abord, et surtout, il s'est fait d'avant en arrière. Partant de l'extrémité antérieure de l'ébauche hépatique proprement dite, il

a séparé cette dernière du tube digestif qui lui a donné naissance (fig. 28, pl. XX, et modèle 3).

Toute cette portion de l'ébauche hépatique est restée engagée dans le septum transversum, et se trouve séparée du tube digestif contenu dans le mésentère, par une profonde échancrure.

Elle se présente maintenant comme un véritable bourgeon ou diverticule creux du tube digestif, dirigé d'arrière en avant et donnant naissance, par prolifération de ses parois, à de nombreuses travées de tissu hépatique. (Modèle 3 et fig. 28.)

L'ébauche hépatique proprement dite n'est cependant pas tout entière séparée du tube digestif. Nous y reviendrons dans un moment.

Outre cet étranglement antéro-postérieur, il s'en est produit un second, marchant, lui, d'arrière en avant, et séparant presque toute l'ébauche cystique et la portion du tube digestif qui lui a donné naissance. (Modèle 3 et fig. 28.)

Il en résulte la formation d'un diverticule creux, dirigé d'avant en arrière, et séparé par une profonde échancrure de la paroi ventrale de l'intestin.

La paroi de ce diverticule, formée par un épithélium stratifié en deux ou trois couches, n'est en aucun point en rapport direct avec les travées épithéliales (fig. 28). Il est nettement séparé par une mince couche de tissu conjonctif, du tissu hépatique, qui, formé par le bourgeon antérieur, commence déjà à se répandre dans le tissu qui l'entoure.

Ce diverticule, formé aux dépens de l'ébauche cystique du stade précédent, deviendra la vésicule biliaire et le canal cystique.

C'est lui que M. *Swaen* (26) a appelé : *tube cystique*.

Il est contenu dans la partie postérieure du septum transversum, et se termine en arrière, dans la paroi ventrale du corps.

Enfin, réunissant le bourgeon antérieur au tube cystique, se trouve une zone intermédiaire, constituée par la portion postérieure de l'ébauche hépatique proprement dite, pas ou peu modifiée.

Elle aussi est formative de tissu hépatique.

Nous pouvons donc actuellement subdiviser l'ébauche du foie en trois parties se continuant directement l'une dans l'autre.

La *première*, antérieure, formée par le diverticule ou bourgeon antérieur.

Elle est formative de tissu hépatique et se perd en avant dans le tissu propre du foie.

La *seconde*, postérieure, formée par le diverticule postérieur ou tube cystique, n'intervient pas dans la formation du tissu hépatique.

La *troisième*, intermédiaire, réunissant entre elles les deux précédentes, est aussi formative de travées hépatiques.

La première et la troisième proviennent de cette partie de la gouttière primitive que nous avons appelée, au stade précédent, ébauche hépatique proprement dite.

La seconde provient exclusivement de l'ébauche cystique.

Cette subdivision en trois parties est amenée surtout par le double étranglement que nous avons signalé.

Il est évident que l'accroissement propre des parties intervient aussi, quoique pour une plus faible part.

Reportons-nous aux embryons de Lacerta muralis et nous verrons que, abstraction faite de la zone libre qui existe chez le Lézard dans la partie intermédiaire, et qui fait défaut ici, la disposition est presque exactement la même dans les deux groupes.

Enfin, ajoutons pour terminer cette description de l'ébauche du foie, que, par suite des étranglements produits, cette ébauche ne communique plus avec le tube digestif que par l'intermédiaire d'un large pédicule creux, qui n'est en somme que le confluent du bourgeon antérieur et du tube cystique.

Ce pédicule est l'ébauche du canal cholédoque. Une coupe transversale passant à ce niveau montre le tube digestif fortement allongé dans le sens dorso-ventral, et se continuant en bas avec les travées de tissu hépatique (fig. 28).

La partie intermédiaire de l'ébauche du foie forme en effet une sorte de paroi inférieure à ce canal cholédoque rudimentaire, qui représente le restant de la gouttière primitive, non modifié par les étranglements.

Chez le Lézard, nous avions appelé cette formation : *Gouttière cholédoque*.

Chez le lapin, en raison de l'importance qu'elle acquerra plus tard, nous l'appellerons dès maintenant : *Canal cholédoque*.

Mais il est un fait important, sur lequel nous devons insister quelque peu.

Au stade précédent, le renflement hépatique était formé non

seulement par une dilatation de la paroi ventrale du tube digestif, mais aussi de la partie inférieure de la lumière de l'organe.

En d'autres termes, l'ébauche primitive du foie présentait une large cavité.

Or, à ce stade, la lumière des diverticules qui se sont formés aux dépens de cette ébauche primitive est relativement étroite.

Elle a donc subi une réduction considérable, non pas relative, mais absolue.

L'explication en est assez simple en ce qui concerne le bourgeon antérieur.

La prolifération très active des éléments de sa paroi se fait non seulement de dedans en dehors, mais aussi de dehors en dedans, de telle sorte que sa lumière est comblée en grande partie par un processus à peu près semblable à celui qui amène l'envahissement progressif du tissu conjonctif du septum transversum, par les travées hépatiques.

Cette réduction de la lumière du bourgeon antérieur s'accentuera encore et, à un stade donné, elle sera complètement disparue.

Quant aux travées épithéliales qui constituent le foie à ce stade, elles sont toujours pleines. Ce fait a été constaté par tous les auteurs qui se sont occupés de la question.

En ce qui concerne la réduction de la cavité du tube cystique, elle s'explique de la façon suivante :

D'abord, on se rappelle qu'au stade précédent la gouttière du tube digestif était moins accusée au niveau de l'ébauche cystique qu'au niveau de l'ébauche hépatique proprement dite.

Ensuite, il est clair que l'étranglement qui s'est produit d'arrière en avant et a amené l'isolement du tube cystique est intervenu pour une large part dans cette réduction.

Enfin, la paroi du bourgeon cystique a une tendance à se stratifier.

A ce stade déjà, elle est constituée de deux ou trois couches de cellules. Cet épaississement de la paroi amène naturellement une réduction de la lumière.

Nous verrons ce processus s'accentuer beaucoup dans la suite et l'ébauche de la vésicule biliaire devenir pleine dans la plus grande partie de son étendue, ou tout au moins sa cavité se réduire à une étroite fente.

Tels sont les changements survenus dans la constitution de l'ébauche du foie à ce stade.

Chez les embryons de cet âge se présente la première apparition du pancréas dorsal. Il se développe en un point localisé de la paroi dorsale du tube digestif, situé à peu près en regard du pédicule réunissant les bourgeons hépatiques à l'intestin. Il lui est cependant un peu postérieur. (Voy. Modèle 3.)

L'ébauche pancréatique dorsale est formée par un épaississement plus ou moins considérable de la paroi dorsale du tube digestif.

Elle forme, sur le modèle 3, une saillie arrondie, peu proéminente d'ailleurs. Cette saillie correspond à une dilatation, à ce niveau, de la lumière du tube digestif.

Elle n'est en somme, comme l'ébauche du foie des stades précédents, qu'une gouttière à parois fortement épaissies formée aux dépens de la partie dorsale du tube digestif (fig. 28).

Déjà, à ce stade, elle montre une légère tendance à se dévier vers la droite, en ce sens qu'elle est plus saillante de ce côté.

Sur l'un de nos embryons de dix jours et demi, un léger sillon antéro-postérieur, tout à fait superficiel, la subdivisait, au moins dans une partie de son étendue, en deux lobes latéraux, un droit et un gauche (fig. 29).

Cette observation offre un certain intérêt, parce que *Wlassow* (22) a signalé le même fait chez le Porc, et parce que l'on a prétendu (*Stoss*) que le pancréas dorsal provenait en réalité de deux ébauches, très tôt fusionnées entre elles.

L'observation que nous venons de signaler n'est pas suffisante pour que nous puissions admettre une telle interprétation.

En réalité, le pancréas dorsal se développe par une seule ébauche, médio-dorsale, absolument comme le foie se développe par une ébauche médio-ventrale

Nous terminerons l'étude de ce stade par celle d'un embryon de 10 jours et demi, qui, à certains points de vue, était un peu plus avancé dans son développement dont ceux dont nous avons parlé jusqu'à présent.

Il ne présente rien de bien particulier au sujet des bourgeons hépatiques. La disposition est exactement celle que nous avons décrite plus haut. Les étranglements sont seulement un peu plus accentués, le canal cholédoque plus nettement ébauché. (Modèle 4, pl. XVIII.)

En outre, le modèle le montre, cet embryon est moins incurvé que les autres. Il s'est déjà en bonne partie redressé, du moins dans la région du foie et du pancréas.

L'intérêt de cet embryon réside dans la première apparition du pancréas ventral.

Sur le modèle 4, on peut déjà constater un léger renflement occupant la paroi postérieure et les parties voisines des parois latérales du canal cholédoque rudimentaire. Il forme là une saillie semi-circulaire, embrassant le pourtour postérieur du canal cholédoque, et située par conséquent entre le tube digestif, qui est en haut, et le tube cystique, qui est en bas. Elle est trop peu accusée pour être très visible sur le modèle 4; on l'y reconnaît, cependant, avec un peu d'attention.

Mais il faut recourir à l'étude des coupes transversales, pour se rendre compte de sa constitution.

Si l'on examine attentivement la série des coupes, à partir du point où le bourgeon antérieur vient déboucher dans le canal cholédoque, c'est-à-dire à partir du pourtour antérieur de ce dernier canal (Voy. Modèle 4), on constate que dans toute l'étendue où il règne, ses parois latérales se continuent, sans ligne de démarcation aucune, avec les parois latérales du tube digestif. Comme je l'ai dit plus haut, la partie intermédiaire de l'ébauche du foie, en voie de prolifération, forme une paroi inférieure au canal cholédoque.

Mais au voisinage du pourtour postérieur de ce dernier, cette prolifération cesse et, à la partie intermédiaire, fait suite la troisième partie, ou cystique, de l'ébauche du foie.

Cette troisième partie va bientôt se séparer du canal cholédoque pour se diriger en arrière et constituer le tube cystique dont nous avons longuement parlé plus haut.

Au moment où va se faire cette séparation, on voit les parois latérales du canal cholédoque se stratifier en trois ou quatre couches de cellules, former, par conséquent, deux petites saillies latérales, l'une droite, l'autre gauche.

Sur la coupe suivante, la lumière du tube cystique a perdu ses relations avec celles du tube digestif (fig. 29, pl. XX).

Nous sommes là, par conséquent, à l'union des parois latérales du canal cholédoque, avec sa paroi postérieure, et l'on n'y voit plus à ce niveau qu'un étroit prolongement de la cavité digestive.

Les deux saillies latérales existent toujours comme sur la coupe précédente.

Deux coupes plus loin, le tube cystique devient totalement libre, et l'on voit la paroi postérieure du canal cholédoque se prolonger

entre lui et le tube digestif sous forme d'un petit amas de cellules épithéliales (fig. 30, pl. XX).

Sur la coupe suivante, cet amas a complètement disparu.

L'étude des coupes transversales nous montre donc que nous avons affaire à un léger renflement de la paroi postérieure du canal cholédoque se prolongeant sur les parties voisines de ses parois latérales.

Disons plus simplement que c'est un épaississement semi-circulaire occupant le pourtour postérieur du canal cholédoque, mais sans intervention encore de la lumière de ce dernier, du moins d'une façon appréciable.

Il n'est pas douteux que ce soit là la toute première ébauche du pancréas ventral. Elle occupe, en effet, en tout, l'étendue de quatre coupes à 1/100 de millimètre.

S'agit-il là de deux ébauches latérales fusionnées en une seule? Nous ne nous refusons nullement à l'admettre.

L'existence de deux pancréas ventraux est trop évidente chez une foule de Vertébrés pour que l'on n'en retrouve pas tout au moins des traces chez les Mammifères. Seulement, chez le Lapin, les deux ébauches pancréatiques ventrales sont confondues dès leur apparition et se présentent comme une ébauche unique semi-circulaire.

Remarquons que ce pancréas ventral que je viens de décrire est très semblable à celui décrit par *Stoss* (10) chez le Mouton, et à celui qu'a vu tout récemment *Jankelowitz* (23), chez un embryon humain. Il y a cependant cette différence que chez le Lapin il n'y a pas, dans cette formation, d'intervention de la lumière du canal cholédoque.

Notons encore que *Wlassow* (22), chez le Porc, n'a pas vu deux ébauches distinctes au pancréas ventral; il n'en a reconnu qu'une seule, mais bilobée.

En résumé, l'étude des embryons de 10 jours et demi à 11 jours nous a montré les faits suivants :

Aux dépens de la gouttière hépatique primitive se sont produits un bourgeon antérieur, hépatique à proprement parler, un bourgeon postérieur ou cystique, n'intervenant en rien dans la constitution du tissu propre du foie, et une zone intermédiaire également formative du tissu hépatique réunissant ces deux bourgeons entre eux.

Le même processus qui a amené la formation de ces bourgeons a eu pour autre résultat d'ébaucher le canal cholédoque.

Aux dépens de la partie postérieure de ce dernier s'est développée l'ébauche pancréatique ventrale, représentant en réalité deux ébauches, l'une droite, l'autre gauche, mais fusionnées entre elles dès leur apparition.

Enfin, l'ébauche du pancréas dorsal est apparue, précédant un peu celle du pancréas ventral.

Embryons de 11 jours 1/2 à 12 jours.

Chez ces embryons, l'estomac commence déjà à se distinguer du duodénum en ce qu'il est plus dilaté. Il n'y a pas encore, cependant, de limite nette entre ces deux parties du tube digestif, et elles se continuent insensiblement l'une dans l'autre par l'intermédiaire de cette zone de transition que *M. Swaen* (**26**) a appelée *gastro-duodénum*.

Nous pourrons déjà donner le nom de duodénum à cette partie rétrécie dans laquelle viennent déboucher le canal cholédoque et les conduits pancréatiques, tant dorsal que ventral.

Le mouvement de rotation de l'estomac, qui commence à apparaître dans la région moyenne de l'organe, n'a que très peu d'influence à ce stade sur le duodénum, qui reste presque dorso-ventral et se trouve contenu dans un mésentère extrêmement épais.

Nous ne pouvons nous étendre sur ces points, pas plus que sur la description du foie en tant qu'organe, et sur les mésentères. Nous renvoyons aux travaux publiés là-dessus par M. *Swaen* et par nous-même, et nous abordons immédiatement l'étude du développement des canaux biliaires (Bibliographie, **24**, **25**, **26**).

Les étranglements qui, au stade précédent, avaient amené la formation d'un rudiment de canal cholédoque, se sont accentués.

Ce canal s'est donc rétréci dans le sens antéro-postérieur (modèle 5, pl. XVIII). Mais, d'un autre côté, il s'est allongé dans le sens dorso-ventral et, au lieu de former un court pédicule réunissant les diverticules hépatique et cystique au tube digestif, il se présente maintenant comme un véritable canal, très large, il est vrai, mais méritant déjà le nom de canal cholédoque que nous lui donnons.

Partant de la paroi ventrale du duodénum, il se dirige vers le bas, traverse le mésentère ventral, et, arrivé dans le septum transversum, se continue dans les deux bourgeons hépatique et cystique.

Le premier de ces bourgeons a subi des modifications tellement considérables qu'il n'existe pour ainsi dire plus. Sa lumière, déjà rétrécie au stade précédent, est totalement disparue, et, à l'endroit où, chez les embryons de 11 jours, on trouvait un tube, à parois peu nettes, et en voie de prolifération, on ne voit plus à présent que du tissu hépatique, en tout semblable à celui qui constitue le restant du foie.

Le bourgeon est donc en grande partie disparu, s'est résolu presque totalement dans les travées hépatiques.

Ce n'est que tout au voisinage du canal cholédoque que l'on en retrouve quelques traces (fig. 31, pl. XX). Là, en effet, la paroi dorsale du bourgeon reparaît avec une certaine netteté au point où elle va se continuer avec la paroi antérieure du canal cholédoque; et ce n'est que lorsque cette continuité s'est établie, qu'une lumière reparaît dans ce vestige de bourgeon, pour se confondre avec celle du canal cholédoque proprement dit (fig. 32). La zone intermédiaire du stade précédent, comprise entre le bourgeon antérieur et le tube cystique, et qui formait une sorte de paroi ventrale au canal cholédoque, se comporte encore comme elle le faisait chez les embryons de 11 jours. Elle prolifère activemeut, et se continue dans le tissu propre du foie (fig. 32).

Cette prolifération cesse complètement, là où commence le tube cystique. Ce dernier, fortement allongé d'avant en arrière, se dégage du canal cholédoque et, se dirigeant en arrière, vient s'appliquer ainsi que M. *Swaen* l'a décrit, sur la face dorsale du lobe médian du foie, là où le mésentère ventral se continue avec le revêtement péritonéal de ce lobe (fig. 33, 34, 35, pl. XX).

La paroi du tube cystique s'est fortement épaissie. Sa lumière, au contraire, est très réduite, et est même disparue dans la plus grande partie de son étendue.

En outre, le tube cystique s'est renflé à son extrémité postérieure, et il en résulte que c'est par une portion rétrécie, véritable canal cystique, qu'il se continue avec le canal cholédoque (Modèle 5).

De la description qui précède, il résulte que l'on ne peut plus guère parler de bourgeons ou de diverticules hépatique ou cystique, et qu'il est plus exact d'exprimer les choses de la façon suivante.

Du bord ventral du duodénum part un large canal cholédoque. à paroi épaisse, à lumière relativement étroite, qui, traversant le mésentère ventral, s'engage dans le septum transversum. Là, il se

continue en avant, en bas, et latéralement avec les travées épithéliales qui constituent le tissu propre du foie; en arrière et en bas il se continue dans un court canal cystique, qui lui-même aboutit bientôt à la vésicule biliaire (Modèles 5 et 6, pl. XVIII).

Que les travées hépatiques en continuité directe avec le canal cholédoque se creusent d'une lumière, que leurs cellules se disposent en épithélium cylindrique autour de cette lumière pour former de vrais canaux hépatiques, et nous aurons le canal cholédoque constitué comme il l'est chez l'adulte. C'est ce que nous verrons se produire dans les phases ultérieures.

Pour en finir avec ce stade, il nous reste à parler des *pancréas*.

L'ébauche pancréatique ventrale a subi des modifications intéressantes.

De la paroi postérieure du canal cholédoque part une saillie arrondie qui se dirige d'avant en arrière, dans l'espace compris entre le tube digestif et le tube cystique (Modèles 5 et 6).

Elle se termine après un trajet assez court par une extrémité arrondie. Elle est formée d'un épithélium cylindrique stratifié et présente une étroite lumière en communication avec celle du canal cholédoque.

Si l'on examine le modèle par sa face latérale droite (Modèle 5), on constate que, de ce côté, la paroi de cette saillie se continue insensiblement avec la paroi latérale droite du canal cholédoque.

Si on l'examine par sa face latérale gauche (Modèle 6), on remarque que, sur le prolongement de cette saillie, apparaît, sur la face latérale gauche du canal cholédoque, une seconde saillie dirigée, celle-ci, nettement au dehors. Suivie d'arrière en avant, cette dernière finit par venir se continuer dans la partie gauche de ce qui reste du bourgeon antérieur, et par se mettre par le fait même, en continuité avec les travées hépatiques (Modèle 6 et fig. 31). Cette saillie est pleine et ne présente aucune lumière.

Elle débute juste au point où la paroi latérale gauche du canal cholédoque se continue avec sa paroi postérieure, et vient là s'unir à angle droit avec la première saillie antéro-postérieure.

Là, elle est nettement limitée du tissu voisin par une fine ligne brillante (fig. 32, 33), tandis que, plus en avant, je l'ai dit, cette délimitation nette disparaît et elle finit par se confondre avec les travées du tissu propre du foie (fig. 31).

En résumé, du canal cholédoque, indépendamment des bourgeons

il s'est surtout développé vers la droite et s'étale dans l'épais mésentère dorsal du duodénum, se moulant par toute sa partie droite, sur la face dorsale de la veine omphalo-mésentérique du même côté, en avant de l'anastomose dorsale des deux veines de ce nom. Celle-ci se fait immédiatement en arrière de l'embouchure, dans le tube digestif, du conduit excréteur du pancréas dorsal.

Remarquons que cette embouchure se fait assez loin en arrière du canal cholédoque (Modèle 5).

Le pancréas dorsal semble donc avoir reculé.

Le principal facteur dans la production de ce phénomène est évidemment la direction suivant laquelle s'est produit l'étranglement qui a séparé le pancréas dorsal du tube digestif.

Déjà, au stade précédent, le foie et le pancréas n'étaient pas exactement au même niveau. Actuellement cette différence s'est exagérée et s'exagérera encore dans la suite.

Il nous reste à voir l'évolution des pancréas dorsal et ventral et la formation des canaux hépatiques. C'est ce que nous montreront des embryons de 12 jours et demi et 13 jours et demi, que nous allons décrire le plus brièvement possible.

Embryons de douze jours et demi.

Les changements les plus importants consistent dans un allongement notable du canal cholédoque, dans l'apparition de véritables canaux biliaires et surtout dans le développement des pancréas ventral et dorsal.

On se rappelle qu'au stade précédent la rotation de l'estomac qui commençait à se produire n'avait qu'une influence insignifiante sur le duodénum. Ce dernier étant encore presque dorso-ventral, le canal cholédoque venait déboucher à son bord ventral, le canal pancréatique dorsal, à son bord dorsal.

Actuellement, le grand cul-de-sac de l'estomac est déjà nettement accusé: il a subi un mouvement de rotation très marqué, qui a reporté son bord dorsal vers la gauche, son bord ventral vers la droite.

Ce mouvement de rotation s'est propagé au gastro-duodénum, et à la portion initiale du duodénum proprement dit, car c'est maintenant au bord droit de cet organe que vient aboutir le canal cholédoque (Modèle 7, pl. XVIII).

Au contraire, le conduit excréteur du pancréas dorsal, dont l'em-

cholédoque vont se continuer avec sa paroi postérieure, ces deux saillies s'accusent davantage (fig. 33). Elles se trouvent là comprises entre le tube digestif, qui est en haut, et le tube cystique, qui est en bas, et qui va se détacher du canal cholédoque. Que l'on compare avec la figure 29 du stade précédent, et on sera frappé de l'analogie qui existe entre les deux. La seule différence est qu'ici la lumière du tube cystique est oblitérée, et que les deux saillies sont beaucoup plus accusées.

Sur la coupe suivante (fig. 34), le tube cystique s'est séparé du canal cholédoque. La saillie latérale droite s'est séparée du tube cystique et du tube digestif et prolonge la paroi postérieure du canal cholédoque en arrière. C'est la saillie antéro-postérieure décrite sur le modèle. La saillie gauche est encore unie au tube cystique, mais, sur la coupe suivante (fig. 35), elle a totalement disparu, et l'on n'a plus alors que le tube digestif en haut, le tube cystique en bas, et notre saillie antéro-postérieure entre les deux.

L'étude des coupes montre donc que cette dernière n'est que le prolongement de la saillie latérale droite représentée figures 32 et 33. C'est elle qui forme le pancréas ventral proprement dit et qui continuera seule à évoluer.

La saillie gauche s'efface en arrière brusquement, et, en avant, se continue avec le foie.

Nous sommes donc autorisé à conclure que le pancréas ventral, à ce stade, provient de l'accroissement d'avant en arrière de la partie de l'ébauche semi-circulaire du stade précédent, qui occupait la face latérale droite, et la paroi postérieure du canal cholédoque.

La partie gauche de cette ébauche encore apparente figures 32, 33, 34, tend à disparaître comme telle, et à se confondre avec les travées épithéliales qui deviendront des conduits hépatiques.

Dans les stades ultérieurs, cette confusion devient complète, et l'on ne retrouve plus de trace de cette saillie latérale gauche.

Les dispositions ne sont pas aussi nettes que chez le Lézard. Elles le sont cependant assez pour permettre de comparer dans les deux groupes le développement du pancréas ventral.

Le *pancréas dorsal* s'est développé dans tous les sens. Outre qu'il est accru d'arrière en avant, un étranglement marchant en sens inverse l'a isolé en partie du tube digestif avec lequel il ne communique plus que par un large conduit excréteur, dont la lumière se perd rapidement dans le tissu propre de l'organe (Modèle 5). Mais

il s'est surtout développé vers la droite et s'étale dans l'épais mésentère dorsal du duodénum, se moulant par toute sa partie droite, sur la face dorsale de la veine omphalo-mésentérique du même côté, en avant de l'anastomose dorsale des deux veines de ce nom. Celle-ci se fait immédiatement en arrière de l'embouchure, dans le tube digestif, du conduit excréteur du pancréas dorsal.

Remarquons que cette embouchure se fait assez loin en arrière du canal cholédoque (Modèle 5).

Le pancréas dorsal semble donc avoir reculé.

Le principal facteur dans la production de ce phénomène est évidemment la direction suivant laquelle s'est produit l'étranglement qui a séparé le pancréas dorsal du tube digestif.

Déjà, au stade précédent, le foie et le pancréas n'étaient pas exactement au même niveau. Actuellement cette différence s'est exagérée et s'exagérera encore dans la suite.

Il nous reste à voir l'évolution des pancréas dorsal et ventral et la formation des canaux hépatiques. C'est ce que nous montreront des embryons de 12 jours et demi et 13 jours et demi, que nous allons décrire le plus brièvement possible.

Embryons de douze jours et demi.

Les changements les plus importants consistent dans un allongement notable du canal cholédoque, dans l'apparition de véritables canaux biliaires et surtout dans le développement des pancréas ventral et dorsal.

On se rappelle qu'au stade précédent la rotation de l'estomac qui commençait à se produire n'avait qu'une influence insignifiante sur le duodénum. Ce dernier étant encore presque dorso-ventral, le canal cholédoque venait déboucher à son bord ventral, le canal pancréatique dorsal, à son bord dorsal.

Actuellement, le grand cul-de-sac de l'estomac est déjà nettement accusé; il a subi un mouvement de rotation très marqué, qui a reporté son bord dorsal vers la gauche, son bord ventral vers la droite.

Ce mouvement de rotation s'est propagé au gastro-duodénum, et à la portion initiale du duodénum proprement dit, car c'est maintenant au bord droit de cet organe que vient aboutir le canal cholédoque (Modèle 7, pl. XVIII).

Au contraire, le conduit excréteur du pancréas dorsal, dont l'em-

bouchure se fait beaucoup en arrière de celle du canal cholédoque, est resté nettement dorsal, toute cette partie postérieure du duodénum n'ayant subi aucune déviation.

Outre ces changements de position, le tube digestif s'est allongé dans le sens antéro-postérieur. L'embouchure du canal cholédoque dans le duodénum a donc été reportée en arrière, tandis que l'extrémité que l'on peut appeler hépatique et cystique de ce canal est restée en place, ou du moins a beaucoup moins reculé. Le foie, en effet, se développe, à ce stade, beaucoup plus d'arrière en avant que d'avant en arrière.

Il en résulte un changement dans le trajet de ce canal cholédoque.

Partant du bord latéral droit du duodénum, il s'engage dans le mésentère ventral, et se dirigeant en avant, en bas et un peu à droite, il gagne l'insertion hépatique de ce mésentère ventral, et arrive donc sur la face dorsale du foie.

Là, il se continue, comme au stade précédent, en avant et en bas, avec le tissu propre du foie, en arrière et en bas, avec le canal cystique et la vésicule biliaire. (Voy. Modèle 7.)

Le canal cholédoque est devenu un assez long canal, circulaire à la coupe transversale, à lumière nette, assez étroite, délimitée par un épithélium cylindrique, stratifié en deux ou trois couches.

Il présente un diamètre moins considérable que le pédicule du stade précédent. On dirait qu'il s'est rétréci en s'allongeant.

Au niveau du point où il va se continuer avec le foie et le canal cystique, sa lumière disparait, et il prend l'aspect d'un cordon plein.

Le canal cystique ne présente pas non plus de lumière visible.

Assez allongé, il se renfle à son extrémité postérieure, pour former la vésicule biliaire, qui, elle, est creuse.

J'ai dit plus haut que le canal cholédoque, en avant et en bas, se continuait directement avec le tissu propre du foie.

Il y a cependant, à ce stade déjà, certaines transitions entre le canal cholédoque et le tissu hépatique proprement dit; c'est-à-dire que jusqu'à une certaine distance, les travées hépatiques qui sont en continuité directe avec lui présentent un aspect spécial. Ce ne sont pas encore des canaux biliaires, mais ce ne sont plus de véritables travées de cellules hépatiques semblables à celles qui constituent le foie embryonnaire.

Les cellules périphériques de ces travées se rangent déjà en épithélium cylindrique, à noyaux ovalaires, tandis que les cellules centrales sont encore cubiques ou polyédriques, par pression réciproque, comme dans toute autre partie du foie. En tout cas, ces travées sont pleines.

Il résulte de ce que nous venons d'indiquer, et aussi de la description que nous avons donnée du stade précédent, que le bourgeon antérieur ou hépatique et la zone intermédiaire de l'ébauche du foie n'existent plus en tant que parties formatives de tissu hépatique.

Le bourgeon antérieur s'est résolu totalement en travées épithéliales, et ces travées, jointes à celles formées par la zone intermédiaire, en s'accroissant, en se ramifiant, ont édifié le foie, tel qu'il est réalisé à ce stade.

Celles de ces travées encore en continuité avec le canal cholédoque commencent à se transformer en canaux excréteurs du foie, en canaux hépatiques proprement dits.

Nous avons dit ce qui en est de l'évolution, beaucoup plus simple, du tube cystique, et nous pourrons aborder l'étude du *pancréas ventral* chez cet embryon.

Le pancréas ventral a continué à se développer aux dépens de la saillie antéro-postérieure du stade précédent.

Il part, sous forme d'un tube à parois épaisses, faites d'épithélium stratifié (Modèle 7), de la paroi postérieure du canal cholédoque, tout près de l'embouchure de ce dernier dans le duodénum.

Il se dirige d'abord directement en arrière, mais, après un court trajet, il se continue dans un petit nombre de canalicules secondaires, très étroits, limités par un épithélium cylindrique simple.

Ces canalicules secondaires constituent déjà un véritable pancréas fort peu volumineux, dévié vers la droite, et qui longe, en se moulant sur elle, la face ventrale de la veine porte, qui, à ce niveau, sortant du mésentère ventral, passe dans le méso-duodénum, en croisant le bord droit du tube digestif. (Pour plus de détails, voir surtout *Swaen* [**26**].)

Quant à la saillie latérale gauche, que nous avons signalée au stade précédent, on n'en retrouve plus trace. Elle s'est complètement effacée.

Le *pancréas dorsal* s'est beaucoup développé en tous sens. Son conduit excréteur vient déboucher dans la paroi dorsale du duo-

dénum, assez loin en arrière du canal cholédoque. Il a donc reculé (Modèle 7).

Ce fait résulte de l'allongement considérable qu'a subi la portion du duodénum déjà interposée entre eux aux stades précédents.

Mais les changements les plus intéressants sont dus au développement du tissu pancréatique dans le voisinage et spécialement autour de la veine porte.

On se rappelle que chez les embryons de douze jours, le pancréas venait se mouler sur la face dorsale de la veine omphalo-mésentérique droite. De plus, l'anastomose dorsale des deux veines de ce nom se faisait immédiatement en arrière de l'embouchure, dans le duodénum, de son conduit excréteur.

Actuellement, la veine porte s'est complètement édifiée ; l'anastomose dorsale des deux veines omphalo-mésentériques s'est redressée et est devenue la portion de la veine porte qui, oblique d'avant en arrière et de droite à gauche, croise la face dorsale du duodénum pour gagner son bord gauche. (Pour plus de détails voir surtout *Swaen* [**26**].)

Le pancréas dorsal, de son côté, a reculé en arrière, nous l'avons déjà dit. Il a continué à se développer dans le mésoduodénum, autour de cette portion de la veine porte. Déjà moulé sur sa face dorsale au stade précédent, il a gagné sa face latérale droite et sa face ventrale, et lui forme maintenant un anneau complet, que l'on peut appeler *anneau périveineux* (fig. 36, pl. XX).

Le pancréas ventral, étant situé en avant du pancréas dorsal, il n'y a pas eu pendant ce processus de fusionnement entre les deux organes.

Nous verrons qu'il ne va pas tarder à se produire.

Mais ce n'est pas tout. La branche gauche de l'anneau pancréatique périveineux, très épaisse, s'engage de droite à gauche, sous forme d'un large prolongement, dans cette masse de tissu conjonctif, occupant la face latérale gauche du duodénum, situé sur le prolongement de la grande courbure de l'estomac et à laquelle M. *Swaen* a donné le nom de *crête épiploïque* (fig. 36).

C'est dans cette crête que pénètre le prolongement postérieur de la cavité hépato-entérique. (Voy. Bibliographie, **24**, **26**.)

Ce dernier étant peu marqué encore à ce stade, la plus grande partie du pancréas se trouve en arrière du point où il se termine.

Nous y reviendrons dans un moment.

Avant d'abandonner ce stade, nous insisterons sur ce fait, que tandis que le pancréas dorsal est déjà très volumineux, le pancréas ventral est réduit à quelques tubuli très grêles venant déboucher dans un large conduit excréteur.

Il nous a paru également qu'il y avait une différence de texture assez marquée entre les deux pancréas. Nous n'insisterons pas là-dessus pour le moment, et nous nous bornerons à signaler le fait, comme nous l'avons fait pour les Reptiles.

Embryon de treize jours et demi.

M. *Swaen* (26), ayant donné une description très complète du tube digestif, chez des embryons de cet âge, nous pourrons aborder immédiatement et décrire rapidement la disposition de l'appareil excréteur du foie.

Disons seulement que la première courbure du duodénum est déjà nettement accusée (Modèle 8, pl. XVIII).

Le canal cholédoque part de la convexité de cette courbure, se dirige directement en avant, traverse le mésentère ventral, arrive sur la face dorsale du foie, et se continue, comme au stade précédent, d'une part, avec le canal cystique, allongé, creux, dirigé d'avant en arrière, et aboutissant à la vésicule biliaire, dont le développement a subi une progression constante; d'autre part, il aboutit à un certain nombre de canaux hépatiques, à paroi épithéliale, à lumière nette, et qui se perdent dans le foie.

Nous pouvons donc dire que l'appareil excréteur du foie est complètement développé à ce stade. Nous n'insisterons pas davantage.

Le *pancréas ventral* part encore du canal cholédoque au voisinage de son embouchure dans le duodénum (Modèle 8).

Se dirigeant en arrière, il contourne la face ventrale de la veine porte; puis, obliquant vers la droite, il longe sa face latérale droite et vient s'unir à la branche droite de l'anneau que forme autour de cette même veine le pancréas dorsal.

Il est dès lors impossible de distinguer ce qui appartient à l'un ou à l'autre.

Ce que nous venons de désigner sous le nom de pancréas ventral est en effet exclusivement formé par un conduit excréteur.

Quant au *pancréas dorsal*, il occupe, par rapport à la veine porte, la même situation qu'au stade précédent.

Vers la gauche, il s'engage, sur une assez grande étendue, dans la crête épiploïque (fig. 37, pl. XX).

D'autre part, l'estomac, s'étant fortement allongé d'avant en arrière, décrit maintenant, avant de se continuer dans le duodénum, une courbe à convexité postérieure, qui est venue se loger dans la partie ventrale de la crête épiploïque, au-dessous de la portion du pancréas ventral, qui s'y est développée.

Le prolongement postérieur de la cavité hépato-entérique s'engage, maintenant, profondément entre ces deux organes, les sépare l'un de l'autre (fig. 37) et divise la crête épiploïque en deux feuillets : l'un ventral, formant le revêtement conjonctif de la courbe à convexité postérieure de l'estomac, l'autre dorsal qui contient dans son épaisseur le pancréas et qui n'est que le mésogastre dorsal.

Ce dernier part, en effet, sur la ligne médiane de la paroi dorsale du corps, où il se continue avec le méso-duodénum et se dirige presque transversalement à gauche pour venir s'insérer sur la grande courbure de l'estomac (fig. 38 et 37, pl. XX).

La formation de cette partie du mésogastre a déjà été décrite en détail par M. *Swaen* (**26**) et par moi-même (**24**).

Je n'en parle ici que pour expliquer comment il se fait que le pancréas dorsal, occupant d'abord le méso-duodénum exclusivement, s'engageant ensuite dans la crête épiploïque qui n'est qu'un épaississement de la face latérale gauche de ce méso, se trouve finalement, dans une partie de son étendue, engagé dans le mésogastre.

Il résulte de ce développement que le pancréas se compose actuellement de deux parties : l'une, développée surtout autour de la veine porte, occupe le méso-duodénum; vers la gauche, elle se prolonge dans une seconde partie qui occupe, elle, le mésogastre.

Le processus que nous venons d'indiquer offre pour nous un grand intérêt, car il confirme d'une façon très heureuse les idées que nous avons défendues sur le mode de développement et l'origine réelle de la cavité hépato-entérique et de ses différents prolongements d'une part, et, d'autre part, sur la façon dont se différencient, aux dépens d'un mésentère dorsal primitif, le méso-duodénum et le mésogastre.

Nous avons soutenu que le mouvement de rotation de l'estomac n'intervient pas comme cause réellement efficiente dans la *production* de ces phénomènes. Elle n'intervient que plus tard, pour *accentuer et exagérer* des dispositions déjà réalisées.

Il est impossible d'expliquer par la rotation et la déviation de l'estomac, entraînant avec lui son mésentère, le fait que la portion du pancréas dorsal développée dans la crête épiploïque, se trouve à un moment donné dans le mésogastre.

On ne peut expliquer ce fait qu'en admettant une extension de la cavité hépato-entérique, d'avant en arrière, entre le pancréas dorsal qui y est contenu, et le grand cul-de-sac de l'estomac qui commence à s'y engager.

En effet, l'extension de la cavité hépato-entérique dans la crête épiploïque *précède* la pénétration, dans la partie inférieure de cette crête, de l'estomac. Elle ne peut donc pas être amenée par elle. (Comparer fig. 37 et 38.)

Cette explication n'a rien de théorique, elle est basée sur l'observation pure et simple des rapports réciproques des organes dans les différentes phases du développement.

Un mot encore avant de terminer.

La distance entre l'embouchure du canal cholédoque et celle du canal pancréatique dorsal va s'accroissant de plus en plus.

Chez un embryon de 12 millimètres, les différentes courbures du duodénum se présentent à peu près comme chez l'adulte.

C'est-à-dire qu'après sa première courbure à convexité antérieure, il se dirige en arrière, et, après un long trajet dans ce sens, il se recourbe de nouveau en haut et en avant, pour se continuer dans le reste de l'intestin. Il présente donc là une seconde courbure à concavité antérieure, à convexité postérieure.

C'est sur la convexité de la première courbure que vient déboucher le canal cholédoque avec le canal pancréatique ventral (canal de *Wirsung*). C'est dans la concavité de la seconde courbure que vient déboucher le conduit excréteur du pancréas dorsal (canal de *Santorini*).

Ces deux conduits persistent généralement chez l'adulte.

Le canal de Wirsung, cependant, est toujours beaucoup plus grêle, à tel point que son existence a été longtemps méconnue.

C'est *Claude Bernard* qui l'a le premier décrit sous le nom de *conduit accessoire*.

Conclusions relatives au Lapin.

Le foie se développe aux dépens d'un renflement longitudinal du pourtour ventral du tube digestif occupant toute l'étendue de cet

organe, entre l'extrémité postérieure du sinus veineux et l'ombilic. Ce renflement est un peu étalé transversalement, surtout dans sa partie antérieure.

Il est dû à la présence d'une gouttière, longitudinale également, formée aux dépens de la partie ventrale de la lumière du tube digestif et régnant dans toute l'étendue du renflement.

Nous pouvons l'appeler *gouttière hépatique primitive.*

La paroi épithéliale qui limite cette gouttière ne se comporte pas de la même façon dans la partie antérieure et dans la partie postérieure de l'étendue du renflement.

Dans les deux tiers antérieurs, elle prolifère activement, fournit de nombreuses travées de cellules hépatiques. C'est la partie hépatique de la gouttière primitive, ou, plus simplement, l'ébauche hépatique proprement dite. Elle donnera naissance au foie et aux canaux hépatiques.

Dans le tiers postérieur, la paroi de la gouttière ne prolifère jamais; elle n'est jamais formative de tissu hépatique et deviendra la vésicule biliaire et le canal cystique.

C'est la portion cystique de la gouttière primitive ou plus simplement l'ébauche cystique.

Dans la suite, un double étranglement sépare du tube digestif les extrémités antérieure et postérieure du renflement primitif.

Il en résulte la formation de deux bourgeons ou diverticules.

L'un, antérieur, est formatif de tissu hépatique. *C'est le bourgeon hépatique proprement dit.*

L'autre, postérieur, est l'ébauche de la vésicule biliaire et du canal cystique. *C'est le bourgeon ou tube cystique.*

La zone intermédiaire réunissant ventralement ces deux bourgeons et qui est le restant du renflement primitif, non modifié par le processus d'étranglement, est également formative de tissu hépatique.

Le bourgeon hépatique et la zone intermédiaire représentent ensemble l'ébauche hépatique proprement dite des phases antérieures.

Le bourgeon cystique représente l'ébauche cystique des phases antérieures.

Par le fait du double étranglement, l'ensemble des ébauches hépatique et cystique ne communique plus avec le tube digestif que par un large pédicule qui deviendra le canal cholédoque.

Le bourgeon hépatique disparaît bientôt en tant que bourgeon.

[illegible] se transforme [illegible] en travées hépatiques et le canal [illegible] se met en [illegible] directe avec le tissu propre du foie.

[illegible] des travées hépatiques en relation immédiate [illegible] forment les canaux hépatiques.

[illegible] à la vésicule biliaire, ils proviennent, par une [illegible] successives, du bourgeon cystique.

[illegible] comme un renflement de la paroi [illegible] en un point situé à peu près en regard du [illegible].

[illegible] se développe [illegible] vers la droite, dans le méso-duodénum, [illegible] à laquelle il finit par former un anneau [illegible] dans la crête épiploïque, [illegible] à pénétré le cul-de-sac postérieur [illegible] se trouve, par le fait même, con[illegible].

[illegible] dans le duodénum recule progressivement [illegible] il se trouve situé loin [illegible].

[illegible] d'un renflement semi-[illegible] postérieur du canal cholédoque [illegible].

[illegible] formé par un épaississement de l'épithélium qui [illegible].

[illegible] ébauches fusionnées entre [illegible].

[illegible] de l'ébauche semi-circulaire, [illegible] à un véritable pancréas [illegible] vers la droite, vient s'unir [illegible] le tissu pancréatique avant [illegible].

[illegible] semi-circulaire du pancréas central [illegible] en se confondant avec [illegible] et les canaux hépatiques.

CONCLUSIONS GÉNÉRALES.

[illegible] des observations que nous avons pu faire chez les [illegible], les Reptiles et les Mammifères, il se dégage une série

de faits d'un grand intérêt, et qui permettent, à ce qu'il nous semble, d'envisager la question de l'origine primordiale du foie et de ses voies d'excrétion d'une façon relativement simple et uniforme pour les trois groupes que nous avons étudiés.

Chez les Sélaciens, les Reptiles et les Mammifères, le foie se développe aux dépens d'un renflement longitudinal du pourtour ventral du tube digestif, occupant toute l'étendue du trajet de ce dernier organe comprise entre le sinus veineux et l'ombilic.

Ce renflement est dû à la présence d'une gouttière, longitudinale également, formée par une dilatation, dans le sens dorso-ventral, de la lumière du tube digestif, et régnant dans toute l'étendue du renflement.

Cette gouttière, avec la paroi qui la délimite, constitue la toute première ébauche du foie et de ses voies d'excrétion.

Cette ébauche n'a pas la même destinée dans toute son étendue.

Sa portion antérieure fournit, par prolifération de sa paroi, des travées épithéliales qui deviendront le tissu propre du foie et les canaux hépatiques.

Sa portion postérieure ne prolifère jamais; elle donne naissance exclusivement à la vésicule biliaire et au canal cystique.

Plus tard, cette ébauche primitive se modifie de façon différente suivant les groupes, et de ces modifications résulte la formation des bourgeons ou diverticules décrits par les auteurs.

Nous bornant ici aux notions générales, nous ne répéterons pas quelles sont ces modifications, quelque intéressantes qu'elles soient.

Le fait essentiel, c'est qu'il existe une ébauche unique, donnant naissance au foie proprement dit et à la vésicule biliaire; c'est que cette ébauche apparaît partout avec les mêmes caractères; c'est que les bourgeons hépatiques du tube digestif ne sont que des modifications secondaires de cette ébauche primitive.

Ainsi s'expliquent les différences qui ont été signalées entre les divers groupes de Vertébrés. Ces différences n'ont qu'une importance accessoire au point de vue de la notion générale que l'on doit avoir du développement du foie et de ses voies d'excrétion.

J'insiste sur l'origine réelle de la vésicule biliaire, car on a toujours dit qu'elle n'est qu'un diverticule secondaire du bourgeon hépatique postérieur, ou du bourgeon unique, suivant les auteurs.

Nous avons vu qu'il n'en est pas ainsi.

La vésicule biliaire et le foie se développent aux dépens de portions différentes d'une seule et même ébauche.

Nous n'avons, en somme, pas besoin de prendre position dans la question de savoir si le foie se développe chez les Mammifères aux dépens d'un ou deux bourgeons. Nous ferons cependant remarquer que le stade décrit par *His* et par *Hammar* est réel. Ce n'est pas le stade tout à fait primitif, mais on peut dire très exactement qu'à un moment donné il n'existe qu'un seul bourgeon hépatique à proprement parler, c'est-à-dire fournissant du foie. Le bourgeon postérieur est exclusivement cystique.

De même pour les Reptiles, on peut dire très exactement qu'à un moment donné le foie se développe aux dépens de deux bourgeons hépatiques à proprement parler, l'un antérieur, l'autre postérieur, et que la vésicule biliaire se trouve sur le prolongement de ce dernier.

Hammar n'a pas vu ce stade, tandis que *Félix* en a décrit un assez semblable chez le Poulet. Là, cependant, il y a des rapports spéciaux des bourgeons hépatiques avec les veines du septum transversum, et c'est cette disposition particulière des veines qui, d'après *Félix*, est la cause de la formation de ces deux bourgeons distincts.

Je m'arrête ici en ce qui concerne le développement du foie, et je renvoie pour toutes les autres conclusions à ce que j'en ai dit après l'étude de chaque groupe.

Ajoutons cependant que c'est surtout par étranglement que, dans les trois groupes étudiés, l'ébauche primitive se sépare du tube digestif qui lui a donné naissance et que c'est ce même processus qui amène la formation des bourgeons décrits par les auteurs.

Le *pancréas dorsal* se développe dans les trois groupes, aux dépens d'un renflement de la région dorsale du tube digestif, en un point situé en regard de l'ébauche hépatique.

Il se sépare aussi par étranglement du tube digestif et n'y reste plus réuni que par un conduit excréteur, homologue au canal de *Santorini* de l'anatomie humaine.

Pour son évolution ultérieure, je renvoie aux conclusions tirées à propos de l'étude de chaque groupe en particulier.

Le tube digestif donne donc naissance, dans son trajet entre le sinus veineux et l'ombilic, par sa face ventrale au foie et à son appareil excréteur, par sa face dorsale au pancréas dorsal.

Ces deux organes sont toujours très nettement distincts dans tous les groupes, et ce développement est constant dans toute la série des Vertébrés supérieurs.

Outre ces deux organes, il apparaît, dans presque tous les groupes (les Cyclostomes et les Sélaciens font seuls exception), une autre ébauche, paire, naissant par deux diverticules des parois du canal cholédoque. Ce sont les *pancréas ventraux*.

Ils font défaut chez les Cyclostomes et les Sélaciens, se developpent tous deux et donnent tous deux du tissu glandulaire chez les Téléostiens, les Ganoïdes, les Amphibiens, et, aussi, d'après ce que l'on a décrit, chez les Oiseaux.

Chez les Reptiles (Lacerta muralis) et probablement chez les Mammifères (Lapin), une seule de ces ébauches ventrales, celle du côté droit, poursuit le cours de son développement. La seconde, celle du côté gauche, n'a qu'une existence éphémère; elle n'apparaît jamais que comme ébauche transitoire, et ne tarde pas à disparaître complètement.

Dans tous les groupes étudiés où la présence des pancréas ventraux a été reconnue, celui du côté droit vient se fusionner avec le pancréas dorsal et dès lors il en résulte la formation d'un organe unique, dans lequel il est impossible de distinguer et ce qui appartient à l'un et ce qui appartient à l'autre.

Quant aux deux pancréas ventraux, ils se fusionnent entre eux à une époque plus ou moins reculée de leur développement.

Nous avons dit plus haut que nos observations ne nous permettent pas de souscrire à cette manière de voir, en ce qui concerne le Lézard et le Lapin.

Quoi qu'il en soit, le pancréas unique qui résulte du fusionnement des ébauches ventrale et dorsale communique, au début, du moins, avec le tube digestif par deux conduits excréteurs, homologues aux canaux de Wirsung et de Santorini, de l'anatomie humaine.

Plus tard, cette disposition varie beaucoup suivant les groupes et même suivant les espèces. Tantôt c'est le canal de Wirsung, tantôt c'est le canal de Santorini qui s'atrophie; tantôt encore, comme chez le Lézard, le canal de Santorini et le canal de Wirsung s'unissent en un seul, qui vient déboucher dans le canal cholédoque.

Bien que les nombreux travaux publiés dans ces derniers temps sur le développement du pancréas aient enrichi la Science d'une

foule de faits importants, nous devons bien reconnaître que la signification réelle des pancréas ventraux est loin d'être élucidée.

Ont-ils bien la même valeur morphologique que le pancréas dorsal, plus constant et certainement d'origine plus ancienne?

Le fait d'un même organe naissant par trois ébauches distinctes, se produisant en des points différents du tube digestif, est, par lui-même, assez étrange.

Il l'est bien plus encore, si l'on songe que cet organe, le *pancréas en général*, naît dans certains groupes par une seule ébauche, dans d'autres, par trois; enfin, dans d'autres encore et cela chez les Vertébrés les plus supérieurs, l'une de ces ébauches s'atrophie dans la suite, et le pancréas naît en réalité par deux ébauches seulement. Je crois cependant que les deux ébauches ventrales, paires, ont la même valeur. La raison pour laquelle, dans certains groupes, l'une de ces deux ébauches s'atrophie, tient probablement à des causes purement mécaniques, telles que, par exemple, la déviation vers la gauche de l'estomac tout entier et de la plus grande partie du duodénum.

Ajoutons encore que nos connaissances sur la texture du pancréas chez l'adulte sont encore incomplètes. (Je citerai les îlots de Langerhans, dont la signification est loin d'être bien connue.)

De cet ensemble de faits, nous pouvons légitimement nous demander si le pancréas né par plusieurs ébauches n'est pas un complexus d'organes de valeur différente; si, en d'autres termes, les ébauches ventrales et dorsale qui lui donnent naissance ont bien la même valeur morphologique et physiologique.

Les faits connus en embryologie viennent, nous semble-t-il, à l'appui de cette manière de voir.

Pour en fournir la démonstration complète, il faudrait des études étendues et approfondies sur la fine structure du pancréas ventral, du pancréas dorsal, et de l'organe unique qui résulte de leur fusionnement.

Nous avons déjà signalé qu'il nous paraissait y avoir une différence histologique entre les deux pancréas chez les Reptiles et chez les Mammifères.

Il est probable que des études poursuivies dans ce sens seraient très fructueuses.

Enfin, signalons encore ce fait, décrit par *Kupffer* (12), chez l'Esturgeon, que, tandis que le pancréas ventral ne donne que du

tissu glandulaire, les ébauches pancréatiques dorsales (ici, il y en a plusieurs) donnent, outre du pancréas, le tissu lymphoïde sous-chordal et la rate.

En résumé, nous croyons que chacune des ébauches qui se forment au niveau du duodénum a sa signification et sa valeur propre.

Cette manière de voir est en somme une extension de celle, si intéressante, et si hautement scientifique, qui a été émise récemment par *Kupffer* (13).

D'après lui, ces organes, qui se forment dans la région du duodénum (foie, pancréas, rate), n'apparaissent, en tant qu'organes isolés, que par suite d'une différenciation morphologique et fonctionnelle d'un seul et même organe occupant, chez les animaux inférieurs, toute l'étendue de l'intestin moyen.

Nous pensons que cette différenciation se fait plus ou moins complètement suivant les groupes de Vertébrés.

Chez les uns (Cyclostomes, Sélaciens), cet organe se subdiviserait en foie et en pancréas dorsal; chez les autres, il se subdiviserait en foie, en pancréas dorsal et en un troisième organe que nous appellerons encore pancréas ventral; ce dernier présentant lui-même des degrés de développement variables suivant les groupes.

Partant de cette idée, il me paraît au moins douteux que les diverticules latéraux du bourgeon hépatique des Cyclostomes, diverticules qui donnent naissance à du foie, soient homologues aux diverticules pancréatiques ventraux des autres Vertébrés, comme le croit *Kupffer*.

Nous réserverons cependant notre opinion à l'égard des Cyclostomes, car le développement y présente une foule de particularités sur lesquelles il serait hasardeux de porter un jugement, sans les avoir étudiées très attentivement.

Par contre, il en est tout autrement des Sélaciens.

Là non plus il ne se forme pas de pancréas ventral, et *Laguessé* (19), généralisant l'interprétation de *Kupffer*, identifie les diverticules antérieurs et latéraux de l'ébauche hépatique aux pancréas ventraux.

Une pareille opinion n'est pas soutenable ici.

Il suffit, pour s'en convaincre, de comparer le développement du foie chez les Sélaciens, les Reptiles et les Mammifères.

Dans les trois groupes il se fait exactement de la même façon.

Les diverticules latéraux de la gouttière hépatique des Sélaciens forment presque exclusivement ce que nous avons appelé l'ébauche hépatique proprement dite. C'est elle qui fournit tout le foie de la Torpille.

Elle est assurément homologue aux mêmes parties de la gouttière primitive des Reptiles et des Mammifères où il existe, *en plus* et *ultérieurement*, deux diverticules pancréatiques ventraux.

Dans ces deux derniers groupes, l'ébauche hépatique proprement dite est un peu moins étalée transversalement. C'est là toute la différence.

D'ailleurs, il n'est pas possible de faire, d'une formation qui donnera à elle seule tout le tissu hépatique de l'adulte, l'homologue d'une ébauche pancrétique.

D'après les idées que nous avons émises plus haut, on peut comprendre le fait de l'absence des pancréas ventraux chez les Sélaciens sans homologuer des organes tout différents.

Liège, mai 1896.

Bibliographie.

1. — Götte, Beiträge zur Entwickelung des Darmkanals in Hühnchen, *Tubingen*, 1867.
2. — *id.* Die Entwickelung der Unke, Leipzig, 1875.
3. — Kölliker, Entwickelungsgeschichte des Menschen und der höheren Thiere, Leipzig, 1876.
4. — Balfour, A monography of the development of Elasmabranch fishes. London, 1878.
5. — *His*, Mittheilungen zur Embryologie der Saügethiere und des Menschen. *Archiv fur Anatomie und Entwickelungsgeschichte*, 1881.
6. — *id.* Anatomie menschlicher Embryonen.
7. — Hoffmann, Bronn's klassen und Ordnungen des Thierreichs. Reptilien, 1890.
8. — Göppert, Die Entwickelung und das spätere Verhalten des Pankreas der Amphibien, *Morphologisches Jahrbuch*, XVII, 1890.
9. — *id.* Die Entwickelung des Pankreas der Teleostier, *Morpholog. Jahrb.*, XX. 1893.
10. — Stoss, Untersuchungen über die Entwickelung der Verdauungsorgane, vorgenommen an Schafsembryonen, Inaugural Dissertation, Leipzig, 1892.
11. — Félix W., Zur Leber und Pankreasentwickelung, *Arch. fur Anatomie un. Entwick.*, 1892.
12. — Kupffer, Ueber die Entwickelung von Milz und Pankreas, *Münchener medicin. Wochenschrift*, 1892.
13. — *id.* Ueber das Pankreas bei Ammocœtes, *Münchener medicin. Abhandl.*, 1893.
14. — Hamburger, Zur Entwickelung der Bauchspeicheldrüse des Menschen. *Anat. Anzeiger*, 1892.
15. — Hammar, Einige Plattenmodelle zur Beleuchtung der früheren embryonalen Leberentwickelung, *Arch. für Anat. und Entwickelungsgeschichte*, 1893.
16. — Stœhr, Die Entwickelung von Leber und Pankreas der Teleostier, *Morpholog. Jahrbuch*, XX, 1893.

17. — LAGUESSE, Développement du pancréas chez les Poissons osseux. *Journal de l'anatomie et de la physiologie*, 1894.
18. — *id.* La rate est-elle d'origine entodermique ou mésodermique? *Bibliographie anatomique*, 1894.
19. — *id.* Structure et développement du pancréas d'après les travaux récents, *Journal de l'anatomie et de la physiologie*, 1894.
20. — SAINT-REMY, Recherches sur le développement du pancréas, *Journal de l'anatomie et de la physiologie*, 1893.
21. — JANOSIK, Le pancréas et la rate, *Bibliographie anatomique*, 1896.
22. — WLASSOW, Zur Entwickelung des Pankreas beim Schwein, *Morphologische Arbeiten de Schwalbe*, 1895.
23. — JAN KELOWITZ, Ein junger menschlicher Embryo und die Entwickelung des Pankreas bei demselben. *Arch. fur mikrosk. Anatomie*, Bd 46, 1895.
24. — BRACHET (A.), Recherches sur le développement de la cavité hépato-entérique de l'Axolotl, et de l'arrière-cavité du péritoine chez les Mammifères. *Archives de biologie*, t. XIII.
25. — *id.* Recherches sur le développement du diaphragme et du foie chez le Lapin. *Journal de l'anatomie et de la physiologie*, 1895.
26. — SWAEN (A.), Recherches sur le développement du foie, du tube digestif, de l'arrière-cavité du péritoine, et du mésentère (1re partie), *Journal de l'anatomie et de la physiologie*, 1896, N° 1.

Explication des Planches XVIII, XIX et XX.

Liste des abréviations employées.

A. — Aorte.
BA. — Bourgeon hépatique antérieur.
BC. — Tube cystique.
BP. — Bourgeon hépatique postérieur.
CD. — Corde dorsale.
CHC. — Canal hépato-cystique (*D*, droit; *G*, gauche.
CHE. — Cavité hépato entérique.
CHI. — Canal hépato entérique (*D*, droit; *G*, gauche).
CHP. — Canaux hépatiques.
CP. — Cavité péricardique.
D. — Duodénum.
DC. — Canal cystique.
DCH. — Canal cholédoque.
E. — Estomac.
EC. — Ébauche cystique.
EF. — Ébauche hépatique proprement dite.
F. — Renflement ou gouttière hépatique primitif.
FI. — Zone intermédiaire.
I. — Tube digestif.
MD. — Mésentère dorsal.
MDd. — Mésoduodénum.
MG. — Mésogastre.
O. — Ombilic.
PD. — Pancréas dorsal.
PVD. — Pancréas ventral droit.
PVG. — Pancréas ventral gauche.
SV. — Sinus veineux.
V. — Valvule spirale.
VB. — Vésicule biliaire.
VO. — Veine ombilicale.
VOM. — Veine omphalo-mésentérique.
VP. — Veine porte.
ZL. — Zone libre.
X. — Crête épiploïque.

PLANCHE XVIII.

Toutes les figures de cette planche sont des photographies de modèles, obtenus par la méthode de *Born*, montrant les différentes phases du développement du pancréas, du foie et des canaux biliaires.

Modèles I, II, III. — Embryons de Torpedo ocellata. (Voir dans le texte.)

Modèles A, B, C, D, E, F, G. — Embryons de Lacerta muralis. (Voir le texte.)

Tous ces modèles sont vus soit obliquement, soit par leur face latérale droite.

Il se transforme en totalité en travées hépatiques et le canal cholédoque se met en continuité directe avec le tissu propre du foie.

Plus tard, aux dépens des travées hépatiques en relation immédiate avec le canal cholédoque, se forment les canaux hépatiques.

Quant au canal cystique et à la vésicule biliaire, ils proviennent, par une série de transformations successives, du bourgeon cystique.

Le pancréas dorsal apparait comme un renflement de la paroi dorsale du tube digestif en un point situé à peu près en regard du canal cholédoque.

Il se développe d'abord vers la droite, dans le méso-duodénum, autour de la veine porte, à laquelle il finit par former un anneau complet. Il s'engage ensuite vers la gauche dans la crête épiploïque, et lorsque, dans cette dernière, a pénétré le cul-de-sac postérieur de la cavité hépato-entérique, il se trouve, par le fait même, contenu dans le mésogastre.

Enfin, son point d'embouchure dans le duodénum recule progressivement et, à la fin du développement, il se trouve situé loin en arrière de celui du canal cholédoque.

Le pancréas ventral se forme aux dépens d'un renflement semi-circulaire embrassant le pourtour postérieur du canal cholédoque et les parties voisines de ses parois latérales.

Ce renflement est formé par un épaississemant de l'épithélium qui forme les parois du canal cholédoque.

Cette ébauche représente en réalité deux ébauches fusionnées entre elles dès leur apparition.

Dans la suite, la partie droite seule, de l'ébauche semi-circulaire, poursuit son développement et donne naissance à un véritable pancréas ventral qui, contournant la veine porte vers la droite, vient s'unir au pancréas dorsal. Elle fournit très peu de tissu pancréatique avant cette union.

La partie gauche de l'ébauche semi-circulaire du pancréas ventral ne continue pas à se développer. Elle disparait en se confondant avec la paroi du canal cholédoque et des canaux hépatiques.

Conclusions générales.

De l'ensemble des observations que nous avons pu faire chez les Sélaciens, les Reptiles et les Mammifères, il se dégage une série

de faits d'un grand intérêt, et qui permettent, à ce qu'il nous semble, d'envisager la question de l'origine primordiale du foie et de ses voies d'excrétion d'une façon relativement simple et uniforme pour les trois groupes que nous avons étudiés.

Chez les Sélaciens, les Reptiles et les Mammifères, le foie se développe aux dépens d'un renflement longitudinal du pourtour ventral du tube digestif, occupant toute l'étendue du trajet de ce dernier organe comprise entre le sinus veineux et l'ombilic.

Ce renflement est dû à la présence d'une gouttière, longitudinale également, formée par une dilatation, dans le sens dorso-ventral, de la lumière du tube digestif, et régnant dans toute l'étendue du renflement.

Cette gouttière, avec la paroi qui la délimite, constitue la toute première ébauche du foie et de ses voies d'excrétion.

Cette ébauche n'a pas la même destinée dans toute son étendue.

Sa portion antérieure fournit, par prolifération de sa paroi, des travées épithéliales qui deviendront le tissu propre du foie et les canaux hépatiques.

Sa portion postérieure ne prolifère jamais; elle donne naissance exclusivement à la vésicule biliaire et au canal cystique.

Plus tard, cette ébauche primitive se modifie de façon différente suivant les groupes, et de ces modifications résulte la formation des bourgeons ou diverticules décrits par les auteurs.

Nous bornant ici aux notions générales, nous ne répéterons pas quelles sont ces modifications, quelque intéressantes qu'elles soient.

Le fait essentiel, c'est qu'il existe une ébauche unique, donnant naissance au foie proprement dit et à la vésicule biliaire; c'est que cette ébauche apparaît partout avec les mêmes caractères; c'est que les bourgeons hépatiques du tube digestif ne sont que des modifications secondaires de cette ébauche primitive.

Ainsi s'expliquent les différences qui ont été signalées entre les divers groupes de Vertébrés. Ces différences n'ont qu'une importance accessoire au point de vue de la notion générale que l'on doit avoir du développement du foie et de ses voies d'excrétion.

J'insiste sur l'origine réelle de la vésicule biliaire, car on a toujours dit qu'elle n'est qu'un diverticule secondaire du bourgeon hépatique postérieur, ou du bourgeon unique, suivant les auteurs.

Nous avons vu qu'il n'en est pas ainsi.

La vésicule biliaire et le foie se développent aux dépens de portions différentes d'une seule et même ébauche.

Nous n'avons, en somme, pas besoin de prendre position dans la question de savoir si le foie se développe chez les Mammifères aux dépens d'un ou deux bourgeons. Nous ferons cependant remarquer que le stade décrit par *His* et par *Hammar* est réel. Ce n'est pas le stade tout à fait primitif, mais on peut dire très exactement qu'à un moment donné il n'existe qu'un seul bourgeon hépatique à proprement parler, c'est-à-dire fournissant du foie. Le bourgeon postérieur est exclusivement cystique.

De même pour les Reptiles, on peut dire très exactement qu'à un moment donné le foie se développe aux dépens de deux bourgeons hépatiques à proprement parler, l'un antérieur, l'autre postérieur, et que la vésicule biliaire se trouve sur le prolongement de ce dernier.

Hammar n'a pas vu ce stade, tandis que *Félix* en a décrit un assez semblable chez le Poulet. Là, cependant, il y a des rapports spéciaux des bourgeons hépatiques avec les veines du septum transversum, et c'est cette disposition particulière des veines qui, d'après *Félix*, est la cause de la formation de ces deux bourgeons distincts.

Je m'arrête ici en ce qui concerne le développement du foie, et je renvoie pour toutes les autres conclusions à ce que j'en ai dit après l'étude de chaque groupe.

Ajoutons cependant que c'est surtout par étranglement que, dans les trois groupes étudiés, l'ébauche primitive se sépare du tube digestif qui lui a donné naissance et que c'est ce même processus qui amène la formation des bourgeons décrits par les auteurs.

Le *pancréas dorsal* se développe dans les trois groupes, aux dépens d'un renflement de la région dorsale du tube digestif, en un point situé en regard de l'ébauche hépatique.

Il se sépare aussi par étranglement du tube digestif et n'y reste plus réuni que par un conduit excréteur, homologue au canal de *Santorini* de l'anatomie humaine.

Pour son évolution ultérieure, je renvoie aux conclusions tirées à propos de l'étude de chaque groupe en particulier.

Le tube digestif donne donc naissance, dans son trajet entre le sinus veineux et l'ombilic, par sa face ventrale au foie et à son appareil excréteur, par sa face dorsale au pancréas dorsal.

Ces deux organes sont toujours très nettement distincts dans tous les groupes, et ce développement est constant dans toute la série des Vertébrés supérieurs.

Outre ces deux organes, il apparaît, dans presque tous les groupes (les Cyclostomes et les Sélaciens font seuls exception), une autre ébauche, paire, naissant par deux diverticules des parois du canal cholédoque. Ce sont les *pancréas ventraux*.

Ils font défaut chez les Cyclostomes et les Sélaciens, se developpent tous deux et donnent tous deux du tissu glandulaire chez les Téléostiens, les Ganoïdes, les Amphibiens, et, aussi, d'après ce que l'on a décrit, chez les Oiseaux.

Chez les Reptiles (Lacerta muralis) et probablement chez les Mammifères (Lapin), une seule de ces ébauches ventrales, celle du côté droit, poursuit le cours de son développement. La seconde, celle du côté gauche, n'a qu'une existence éphémère; elle n'apparaît jamais que comme ébauche transitoire, et ne tarde pas à disparaître complètement.

Dans tous les groupes étudiés où la présence des pancréas ventraux a été reconnue, celui du côté droit vient se fusionner avec le pancréas dorsal et dès lors il en résulte la formation d'un organe unique, dans lequel il est impossible de distinguer et ce qui appartient à l'un et ce qui appartient à l'autre.

Quant aux deux pancréas ventraux, ils se fusionnent entre eux à une époque plus ou moins reculée de leur développement.

Nous avons dit plus haut que nos observations ne nous permettent pas de souscrire à cette manière de voir, en ce qui concerne le Lézard et le Lapin.

Quoi qu'il en soit, le pancréas unique qui résulte du fusionnement des ébauches ventrale et dorsale communique, au début, du moins, avec le tube digestif par deux conduits excréteurs, homologues aux canaux de Wirsung et de Santorini, de l'anatomie humaine.

Plus tard, cette disposition varie beaucoup suivant les groupes et même suivant les espèces. Tantôt c'est le canal de Wirsung, tantôt c'est le canal de Santorini qui s'atrophie; tantôt encore, comme chez le Lézard, le canal de Santorini et le canal de Wirsung s'unissent en un seul, qui vient déboucher dans le canal cholédoque.

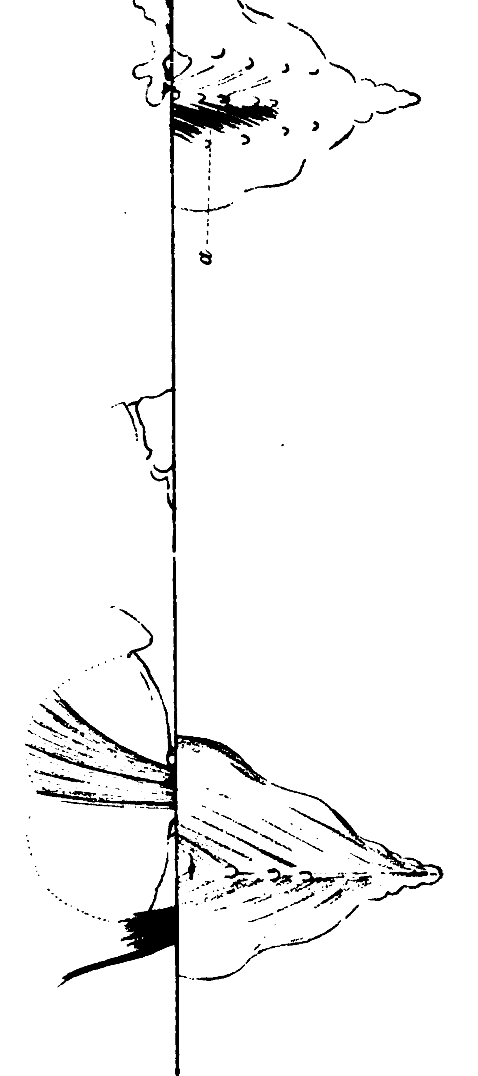
Bien que les nombreux travaux publiés dans ces derniers temps sur le développement du pancréas aient enrichi la Science d'une

TABLE DES PLANCHES HORS TEXTE

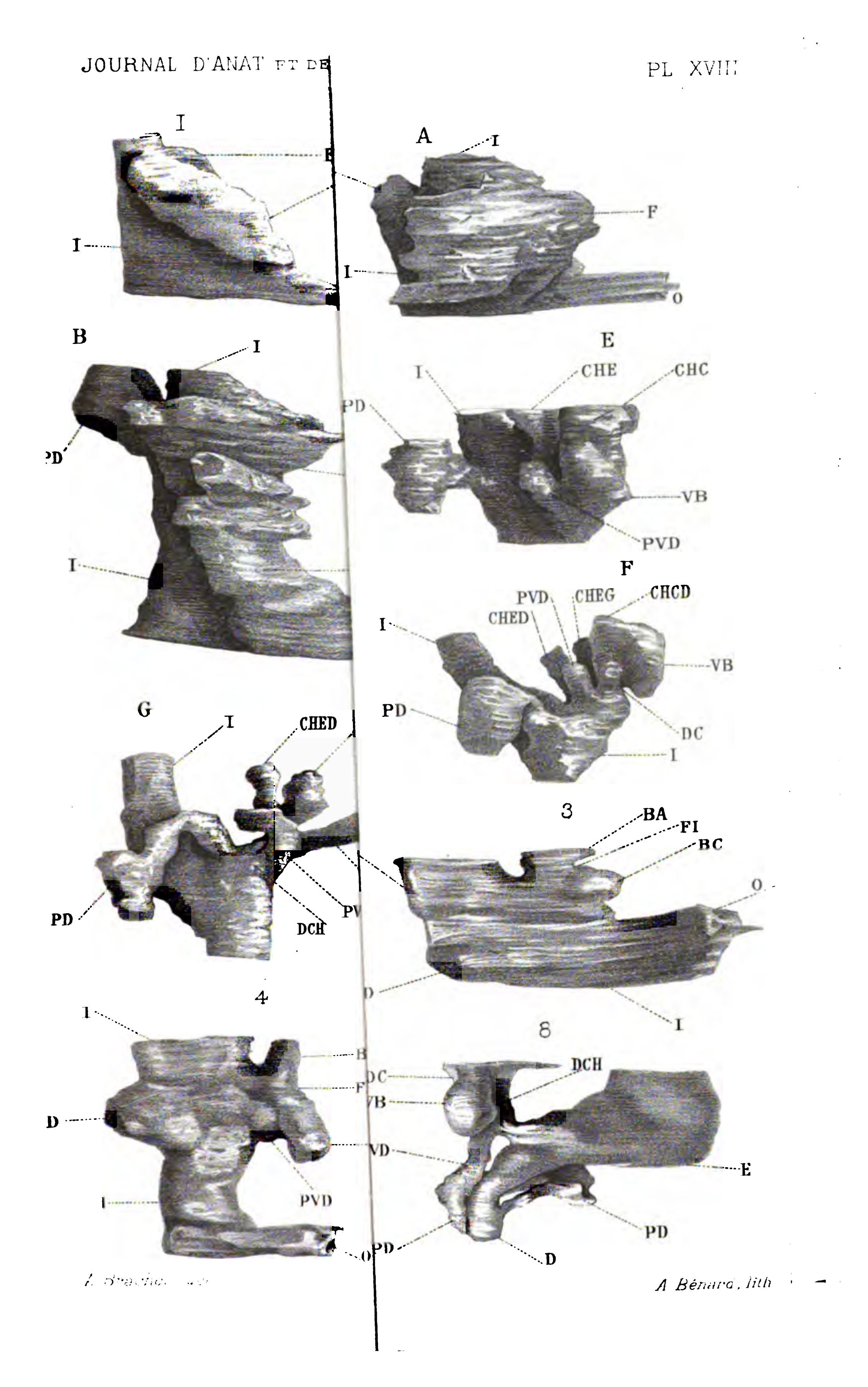
Planches I, II et III. — Développement du foie, du tube digestif, de l'arrière-cavité du péritoine et du mésentère (A. Swaen).
Planche IV. — Histogénie du pancréas chez le mouton (E. Laguesse).
Planches V, VI, VII, VIII et IX. — Capsules surrénales (Pettit).
Planches X et XI. — Embryologie des chéiroptères (M. Duval).
Planches XII, XIII, XIV et XV. — Étude histologique de la rétine et anastomoses des prolongements protoplasmiques (Ramon Cajal).
Planche XVI. — Anatomie du péricarde (Soulié et Raynal).
Planche XVII. — Muscles spinaux postérieurs (Debierre).
Planches XVIII, XIX et XX. — Développement du pancréas et du foie [Sélaciens, Reptiles, Mammifères] (Brachet).

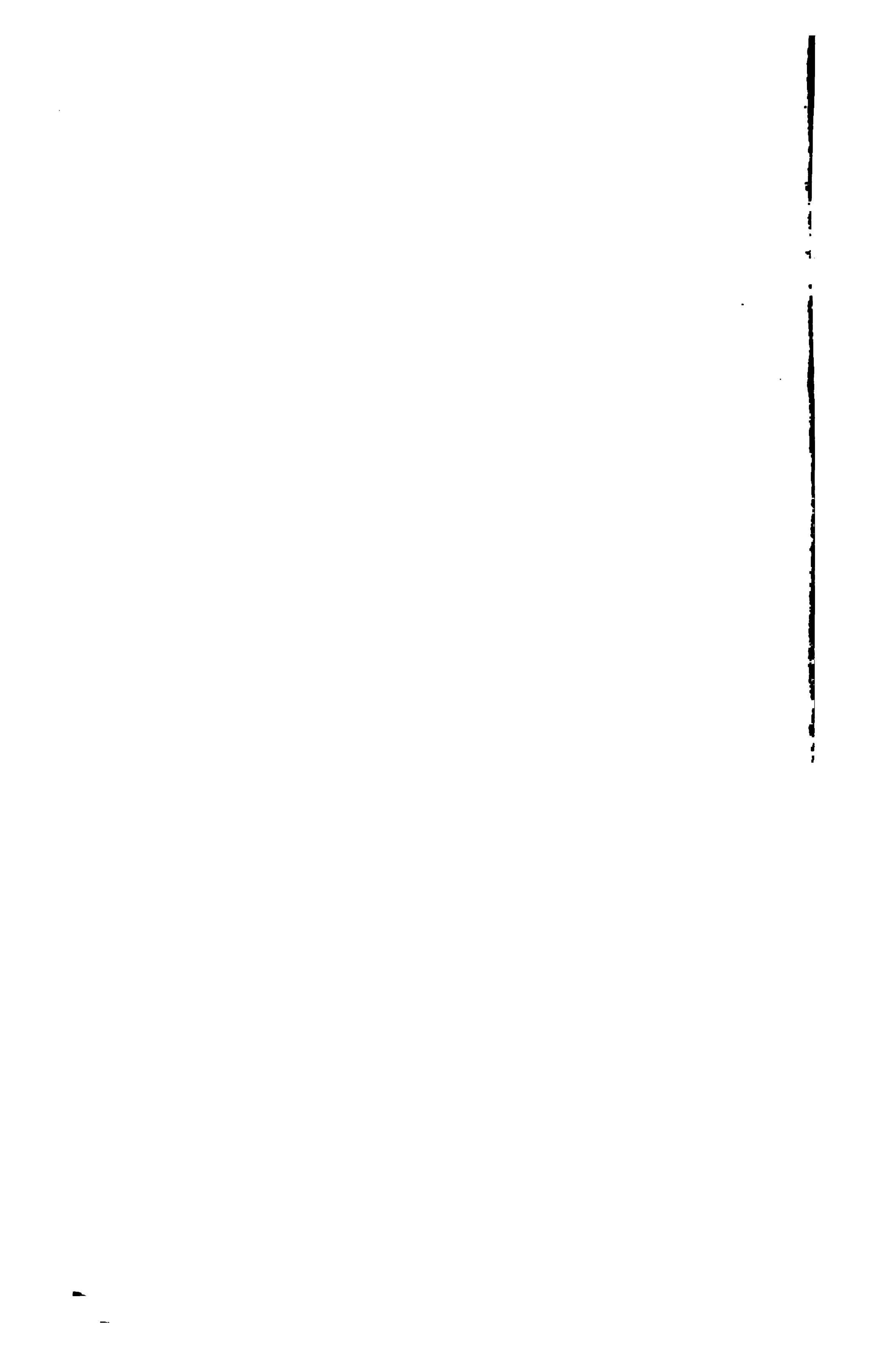
Le propriétaire-gérant : Félix Alcan.

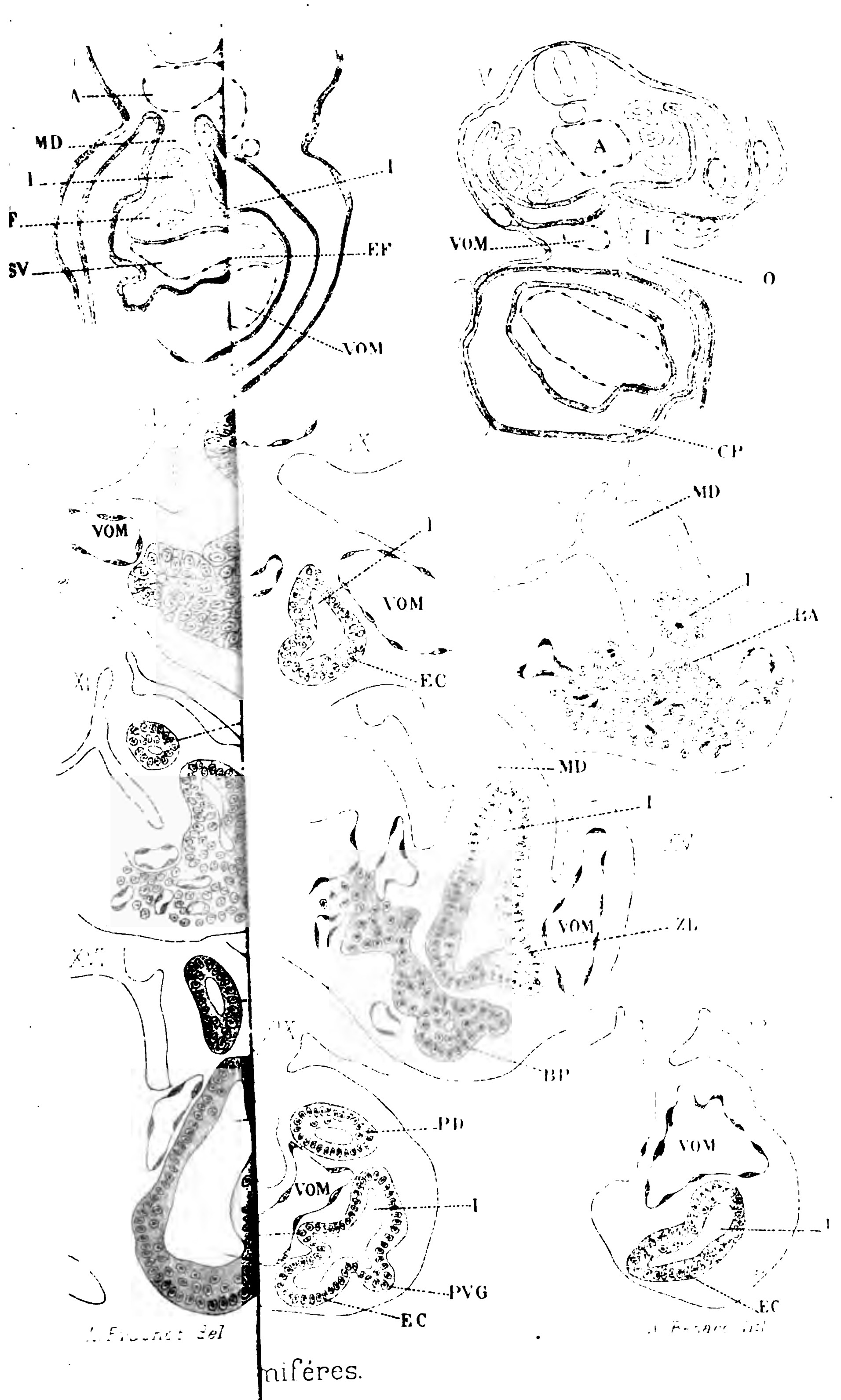
Coulommiers. — Imprimerie Paul BRODARD.



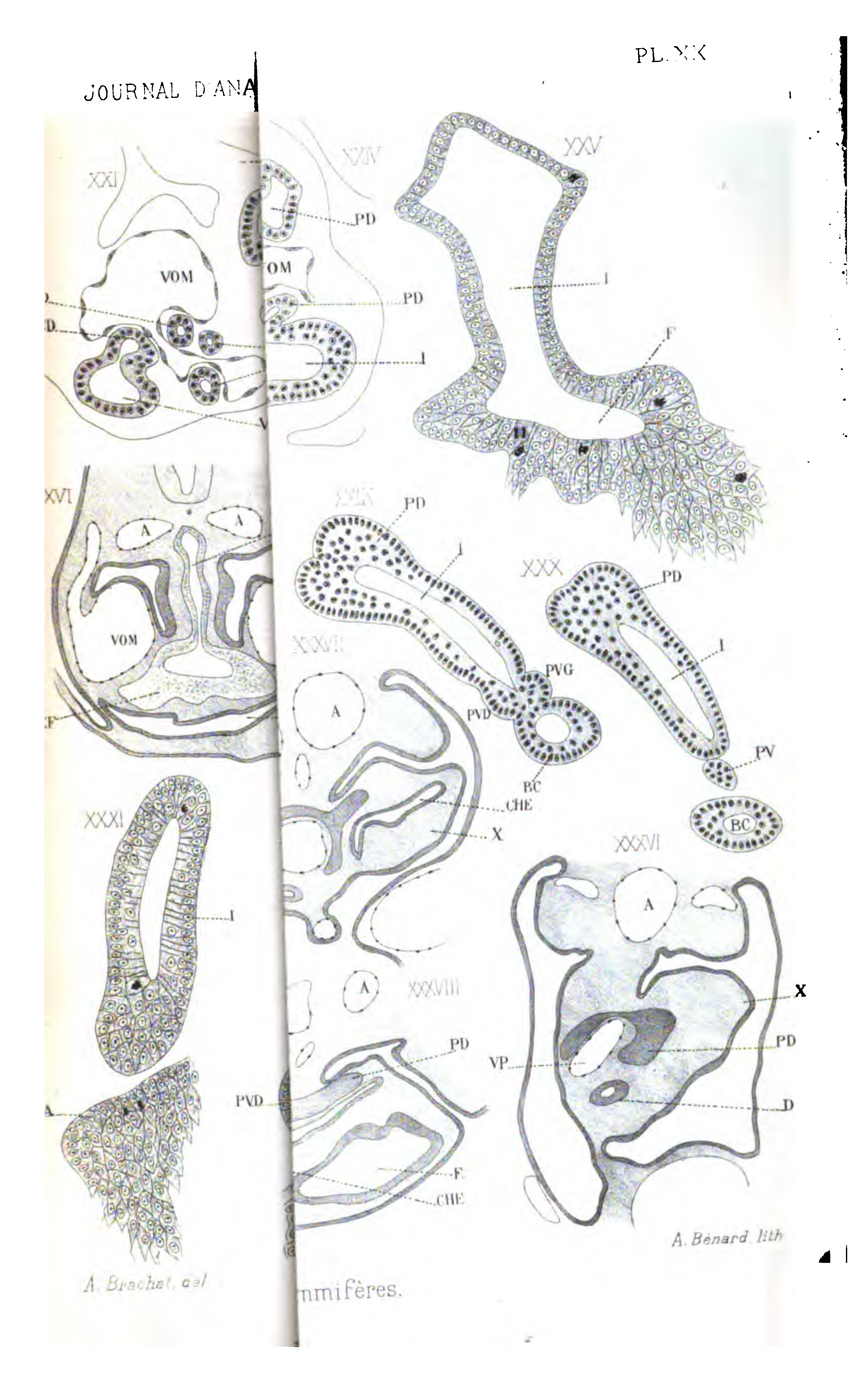
Ch Debierre del.   A Bénard lith.


I
A
B
E
F
G
3
4
8
I
E
F
O
PD
CHE
CHC
VB
PVD
CHED
CHEG
CHCD
DC
BA
FI
BC
DCH
D
B
VD
A. Brachet del.
A. Bénard, lith




A
MD
I
F
SV
I
EF
VOM
A
VOM
I
O
CP
VOM
I
VOM
EC
MD
I
BA
MD
I
VOM
ZL
BP
PD
VOM
I
PVG
EC
VOM
I
EC

niféres.



A. Brachet, del
A. Bénard, lith

mmifères.

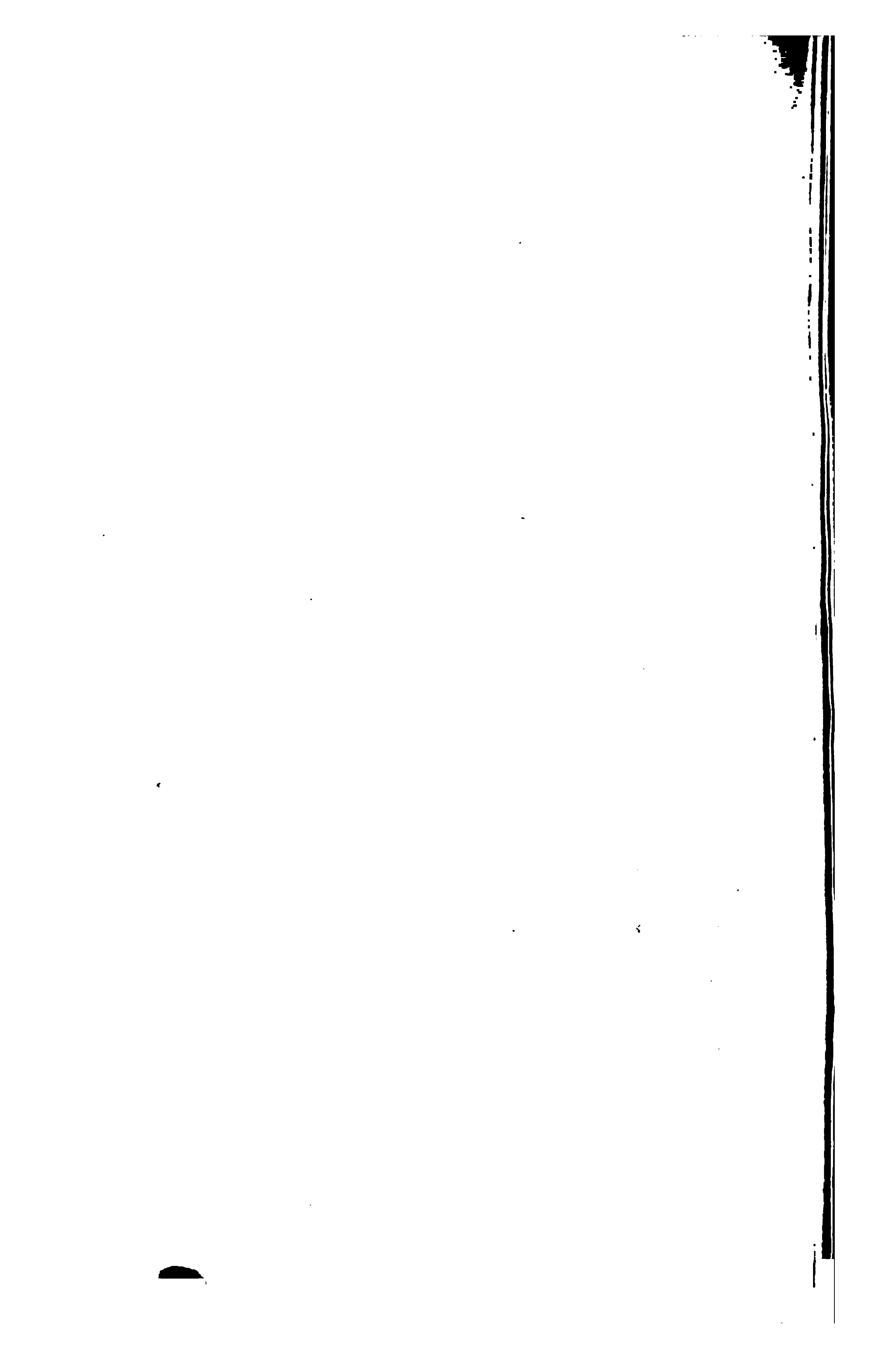


TABLE DES MATIÈRES

Ch. DEBIERRE et L. LEMAIRE. — Les Muscles spinaux postérieurs (Muscles des Gouttières vertébrales), leur valeur morphologique. (*Planche XVII*.) 601

A. BRACHET. — Recherches sur le développement du Pancréas et du Foie (Sélaciens, Reptiles, Mammifères) (*Planches XVIII, XIX, XX*.) 620

TABLE DES MATIÈRES du tome trente-deuxième 697

Le *Journal de l'Anatomie et de la Physiologie* paraît tous les deux mois :

CONDITIONS DE LA SOUSCRIPTION

Un numéro .... 6 fr. »
Un an, pour Paris .... 30 »
— pour les départements et l'étranger .... 33 »

CHAQUE LIVRAISON CONTIENT

1° Des mémoires originaux sur les divers sujets que comporte son titre, accompagnés de [illegible] hors texte en noir et en couleurs, et de gravures dans le texte;
2° Des analyses et comptes rendus de travaux présentés aux Sociétés savantes françaises [illegible] étrangères;
3° Une revue des publications qui se font à l'étranger sur la plupart des sujets [illegible] le titre de ce recueil.

IL A EN OUTRE POUR OBJET :

La tératologie, la chimie organique, l'hygiène, la toxicologie et la médecine légale dans [illegible] rapports avec l'anatomie et la physiologie;
Les applications de l'anatomie et de la physiologie à la pratique de la médecine, de la [illegible] gie et de l'obstétrique.

Les ouvrages à analyser, et tout ce qui concerne la rédaction, devront être adressés [illegible] à la librairie Félix Alcan, 108, boulevard Saint-Germain.

